2 ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre

TOME XXI

FASCICULE 2 ET DERNIER

M.-F. BONIFAY

CARNIVORES QUATERNAIRES DU SUD-EST DE LA FRANCE

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1971

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Tome XXI, Fasc. 2 et dernier

CARNIVORES QUATERNAIRES DU SUD-EST DE LA FRANCE

par

M.-F. BONIFAY

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 49

CHAPITRE I. — GÉNÉRALITÉS 51

I. État antérieur des recherches 51

II. Les gisements paléontologiques quaternaires du Sud-Est de la France dans leur cadre chronologique 52

A. Gisements du Quaternaire ancien 52
B. Gisements du Quaternaire moyen 55
C. Gisements du Quaternaire supérieur 58

III. Méthodes d'études 61

CHAPITRE II. — Famille des Canidae 63

I. Genre *Canis* 63

Canis etruscus F. Maj 63

A. Matériel étudié 63
B. Distinction et critères spécifiques propres aux Loups actuels et aux Chiens actuels 65
C. Caractère généraux des crânes et des dents du *Canis* de la grotte de l'Escale 66
D. Le squelette postcrânien 80
E. Caractères spécifiques du *Canis* de la grotte de l'Escale 90
F. Comparaisons 92
G. Origine des *Canis* quaternaires 99

Canis lupus lunellensis n. ssp 101

A. Matériel étudié 101
B. Caractères généraux des crânes et des dents 102
C. Le squelette postcrânien 108
D. Caractères sous-spécifiques des Loups de Lunel-Viel 109
E. Comparaisons 109
Canis lupus L 109
Évolution du Loup au Quaternaire supérieur dans le Sud-Est de la France 109

Conclusions relatives à l'étude du genre *Canis* 110

Canis sp 113

0 564019 6

Source : MNHN, Paris

Pages

II. Genre *Vulpes*. 115
A. Caractères généraux des Vulpidés de la grotte de l'Escale 115
B. Caractéristiques et dictinction du Renard vulgaire actuel et du Renard polaire actuel . . 115
Vulpes vulpes jansoni n. ssp 119
A. Matériel étudié 119
B. Étude des crânes et des dents 120
C. Squelette 124
D. Caractères sous-spécifiques du Renard vulgaire de la grotte de l'Escale 125
E. Comparaisons 125
F. Origine 127
Vulpes vulpes L. 127
Évolution générale à la fin du Qnsternaire moyen et au Quaternaire supérieur 127
Vulpes praeglacialis Kormos 130
A. Matériel étudié 130
B. Étude des dents 130
C. Le squelette 134
D. Caractères du petit Renard de la grotte de l'Escale 137
E. Comparaisons 140
F. Origine 142

III. Genre *Alopex* 144
Alopex lagopus L. 144
Évolution et répartition du Rensrd polaire dans le Midi de la France 144

Conclusions sur l'étude des Vulpidés 144

IV. Genre *Cuon* 145
Cf. *Cuon sthelini* 145
A. Matériel étudié 145
B. Comparaisons 145
Cuon priscus Thenius 146
A. Étude des mandibules de Cuon de Lunel-Viel 146
B. Rapports avec les Cuons du Quaternaire sncien et moyen d'Europe 147
Cuon alpinus Pallas 149
A. *Cuon alpinus fossilis* Nehring 149
B. *Cuon alpinus europaeus* Bourg 149

Relations existant entre les différents groupes de Cuons quaternaires et conclusions 151

Chapitre III. — Famille des *Hyaenidae* 155

I. Genre *Hyaena* 155
Hyaena prisca de Serres 155
A. Grotte de l'Escale 155
B. Grotte de Lunel-Viel 156
C. Le squelette post-crânien 163
D. Caractères spécifiques de l'*Hyaena* qusternaire 166
E. Comparaisons 166

Source : MNHN, Paris

Pages

F. Origine 175
G. Évolution d'*Hyaena prisca* au Quaternaire supérieur 178
H. Conclusions relatives à l'étude du genre *Hyaena* 178

II. Genre *Crocuta* 178

Crocuta spelaea intermedia de Serres 178

A. Matériel étudié 178
B. Caractères généraux des crânes et des dents de la *Crocuta* de Lunel-Viel 181
C. Le squelette post-crânien 190
D. Principaux caractères de la *Crocuta* de Lunel-Viel 198
E. Comparaisons 202

Crocuta spelaea Goldf. 205

A. Évolution de l'Hyène des cavernes au Würmien dans le Sud-Est de la France 205
B. Relations entre les différentes populations de *Crocuta* du Quaternaire moyen et supérieur et de la période actuelle 206
C. Relations avec le Quaternaire inférieur 209
D. Origine 210
E. Conclusions à l'étude du genre *Crocuta* 210

Chapitre IV. — Famille des *Ursidae* 211

Genre *Ursus* 211

Ursus (*Plionarctos*) *telonensis* n. sp 211

A. Descriptions 211
B. Comparaisons et diagnose 213
C. Origine des *Plionarctos* d'Europe 217
D. Évolution au Quaternaire supérieur 217

Ursus mediterraneus Del Camp. 218

A. Différents gisements 218
B. Unité spécifique entre ces différents éléments 218

Ursus deningeri v. Reich 219

A. Description du matériel de la grotte de l'Escale 219
B. Comparaisons 226
C. *Ursus cf. deningeri* : description du matériel de la grotte de Lunel-Viel 229
D. Conclusions 230

Ursus sp. 230

A. Description du matériel 230
B. Appartenance spécifique 230

Ursus spelaeus Rosenm. 234

A. Les gisements du Rissien et du Riss-Wurm 234
B. Les gisements würmiens 234
C. Le problème du petit Ours des cavernes de Gargas 237
D. Évolution et disparition de l'Ours des cavernes dans le Midi de la France 239

Ursus arctos L. 239

A. Formes archaïques d'Ours brun du Midi de la France 239
B. *Ursus arctos* L. *fossilis* Goldf. 243

Source : MNHN, Paris

Pages

CHAPITRE V. — Famille des *Felidae* 249

Lignée Mschairodontoïde 249

Lignée félinoïde 249

I. Genre *Acinonyx* 249

II. Genre *Jansofelis* n. g. 250

Jansofelis n. g. *vaufreyi* n. sp. 250
A. Matériel étudié 250
B. Crâne et dentition supérieure 250
C. Mandibule et dentition inférieure 253
D. Dentition de lait 256
E. Le squelette post-crânien 257
F. Comparaisons et diagnose 262

III. Genre *Felis* s. l. (sous-genre *Lynx*) 266

Caractères généraux des Lynx actuels 266

Felis (*Lynx*) *spelaea* M. Boule 266
A. Matériel étudié 267
B. Crânes et dentitions supérieures 267
C. Dentitions inférieures 268
D. Le squelette postcrânien 271
E. Conclusions 274
F. Comparaisons 274
G. Origine 277
H. Évolution des Lynx au Quaternaire supérieur 282

Felis (*Lynx*) *lynx* L. 289

Felis (*Lynx*) *pardina* Tem. 289

IV. Genre *Felis* s. s. 290

Groupe des Chats de petite taille 290

Felis monspessulana n. sp. 290
A. Description des restes provenant de Lunel-Viel 290
B. Comparaisons et diagnose 292

Felis sylvestris Schreb 293
A. Restes du Sud-Est de la France 293
B. Conclusions 294

Groupe des Panthères 294

Felis (*Panthera?*) *lunellensis* n. sp. 294
A. Dentition supérieure 294
B. Dentition inférieure 297
C. Squelette postcrânien 297
D. Comparaisons et diagnose 298

Felis (*Panthera*) *pardus fossilis* Boule 300
A. Les Panthères fossiles du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France 300
B. Expansion des Panthères fossiles au Quaternaire supérieur 301
C. Origine 304

Source : MNHN, Paris

Pages

Groupe des Lions 304
Felis spelaea Goldf. 304
A. Gisements du Sud-Est de la France 304
B. Apparition du *Felis spelaea* en Europe 305
C. Origine 308
D. Rapports avec les espèces actuelles 309

CHAPITRE VI. — Famille des *Mustelidae* 311

I. Genre *Gulo* 311
Gulo gulo schlosseri Kormos 311
A. Description du matériel 311
B. Comparaisons 316
C. Origine 317
Gulo gulo spelaeus Goldf. 318
A. Répartition du Glouton fossile en France 318
B. Répartition du Glouton fossile dans le Sud-Est 318
C. Rapports avec l'espèce actuelle 319

II. Genre *Martes* 319

III. Genre *Mustela* 319
Mustela palerminea Petenyi 319
A. Matériel de la grotte de l'Escale 319
B. Matériel de la grotte de Lunel-Viel 320
C. Comparaisons 322
D. Paleobiologie 322
Mustela erminea Petenyi 322
Mustela nivalis L. 322
Mustela putorius L. 323

IV. Genre *Lutra* 323
Lutra sp. 323
A. Gisement de Lunel-Viel 323
B. Comparaisons 323
Lutra lutra L. 324

V. Genre *Meles* 324
Meles sp. 324
A. Les dents 324
B. Le squelette 324
Meles thorali spelaeus n. ssp. 325
A. Matériel étudié 325
B. Comparaisons 327
C. Rapports avec les Blaireaux du Quaternaire moyen 328
D. Origine du *Meles thorali* 328
Meles meles meles L. 328

Source : MNHN, Paris

Pages

CHAPITRE VII. — CONCLUSIONS 331

I. Évolution générale des Carnivores au Quaternaire moyen et supérieur 331

A. Les Canidés 331
B. Les Hyaenidés 333
C. Les Ursidés 336
D. Les Félidés 339
E. Les Mustelidés 341

II. Influence des variations climatiques quaternaires sur les associations (biocénoses) de grands Mammifères fossiles du Sud-Est de la France 344

A. Faunes antéquaternaires 344
B. Faunes quaternaires 346

1. Le Quaternaire ancien (Gunz et Gunz-Mindel) 346
2. Le Quaternaire moyen (Mindel et Mindel-Riss) 348
3. Le Quaternaire supérieur (glaciations de Riss et de Würm) 355

BIBLIOGRAPHIE 359

LISTE DES TABLEAUX 371

INDEX DES NOMS DE LIEUX 375

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Lorsque je commençais ce travail, je pensais faire une étude principalement basée sur les faunes würmiennes du Midi de la France. Les limites relativement étroites à l'intérieur desquelles il me fallait alors évoluer me poussèrent à chercher des faunes un peu plus anciennes (rissiennes), ce qui entraîna la reprise des fouilles de la grotte de Rigabe (Var).

La découverte du gisement de Saint-Estève-Janson en 1960, faite grâce à l'aménagement du canal E.D.F. pour alimenter l'usine hydroélectrique de Saint-Estève, a été pour moi d'une importance capitale; E. Bonifay entreprit les fouilles et l'étude strstigrsphique de ce site et peu à peu il devint certain qu'il s'sgissait d'un gisement d'âge mindélien, ce qui est très rare en Europe.

Le Qusternaire moyen n'était cependant qu'incomplètement représenté à l'Escale par les trois derniers stades du Mindel et le sol (stérile) de l'interglaciaire Mindel-Riss. Les fouilles entreprises à Lunel-Viel apportèrent alors le complément indispensable en fournissant un ensemble paléontologique d'une très grande importance, contemporain du Mindel-Riss. J'abandonnai alors l'idée d'étudier dans ma thèse, l'intégralité de la faune pour me limiter à l'étude des seuls Carnivores qui font l'objet de ce travail.

Je remercie Monsieur le Professeur Piveteau, mon Directeur de Recherches, qui m'a toujours suivie, conseillée, et aidée tout psrticulièrement en facilitant au maximum lea fouilles dont dépendait mon travail.

Je remercie Mademoiselle Dechaseaux d'svoir bien voulu se pencher longuement sur mon manuscrit pour en revoir la rédaction.

Mes remerciements vont aussi à Monsieur le Professeur Lehman pour avoir bien voulu assurer la publication de cet ouvrage.

C'est dans le laboratoire de Monsieur le Professeur Vaufrey, professeur à l'Institut de Paléontologie humaine, que j'ai pu mener à bien cette étude, aidée et conseillée par lui-même; qu'il me soit permis de dire combien sa disparition avant la fin de la rédaction de ce mémoire, s été douloureusement ressentie par tous ses collaborsteurs et ses élèves.

Je remercie Mademoiselle Alimen, Directeur scientifique, qui m'a toujours accueillie avec une grande amabilité et a toujours recherché à me faciliter mon travail.

J'ai eu la possibilité de travailler sur les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle grâce à l'autorisation de Monsieur le Professeur Lehman et aux facilités que m'a accordées Monsieur L. Ginsburg, sous-directeur du département de Paléontologie des Vertébrés.

De même, j'ai pu revoir les collections M. de Serres déposées à Montpellier grâce à l'aide de Monsieur L. Thaler, Professeur à la Faculté dcs Sciences de Montpellier. De nombreuses fois, je suis allée travailler au Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco où le Conservateur, Monsieur L. Barral, ainsi que ses assistants G. Iaworsky et S. Simone, m'ont aidée et fscilité au maximum. Souvent aussi, j'ai pu travailler sur les belles collections du Musée de Nîmes grâce à l'accueil aimable de Monsieur Jantet, Conservateur, et Monsieur le Professeur David, à Lyon, m'a permis le libre accès dea collections de son laboratoire et de celles du Musée; qu'ils trouvent ici l'expression de mes remerciements.

A Bâle (Suisse) Monsieur Hürzeler, Conservateur du département de Paléontologie, et à Heidelberg (Allemagne) Monsieur R. Kraatz, Conaervateur, m'ont facilité au maximum l'étude comparstive que j'ai effectuée dana leurs Musées.

Les fouilles des différents chantiers grâce auxquelles j'ai pu effectuer cette étude, ont été dirigées par mon mari, E. Bonifay, et je n'ai eu moi-même qu'un rôle de participante. La grotte de l'Escale s pu être fouillée les premières années grâce à la bienveillance de Monsieur Weingartner, ingénieur en chef qui dirigeait

Source : MNHN, Paris

les travaux d'aménagement du canal de Saint-Estève, et à celle de ses adjoints, Messieurs Bourillon, Thomas et Garrès; qu'ils trouvent ici également l'expression de ma vive gratitude.

A Lunel-Viel, nous avons été accueillis avec une grande amabilité et beaucoup de compréhension, par MM. Hervé et Simounesu, propriétaires de la grotte. Les fouilles de Rigabe qui ont permis d'exhumer un important matériel Rissien ont été autorisées par Monsieur Armando propriétaire de la grotte, et grandement facilitées par Monsieur et Madame Magne, les plus proches habitants du gisement.

Je tiens à remercier tout spécialement les équipes de fouille, principalement constituées d'étudiants des Facultés des Sciences et des Lettres de Paris et de Montpellier, venus en stage, auxquels se sont joints des aides bénévoles français et étrangers. Mes remerciements vont aussi a ceux qui en laboratoire ont dégagé, consolidé, marqué, verni les fossiles; ils ont effectué là un travail souvent difficile, ingrat et fort long grâce auquel j'ai pu rapidement avoir en main les pièces à identifier : Brigitte Lange, assistante à la Faculté des Sciences de Paris, N. Clermont, de la Faculté de Montréal (Canada), Bernard Sigé, de la Faculté des Sciences de Montpellier, S. Simard de la Faculté de Montréal (Canada), Y. Crochet et R. Roucoules de la Faculté des Sciences de Paris. Enfin, je ne veux pas oublier ceux qui ont facilité indirectement mes recherches et tout particulièrement les bibliothécaires de la Bibliothèque centrale du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, qui par leur amabilité et leurs connaissances m'ont permis de mener à bien mon long travail de bibliographie, et Monsieur Claude Verdier, dessinateur, qui a réalisé l'illustration de ce travail et a consenti à se plier avec talent aux lois exigentes du dessin scientifique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

GÉNÉRALITÉS

Ce travail sur les Carnivores comporte deux points de vue distincts : tout d'abord l'étude *sensu stricto* des Carnivores trouvés dans les gisements du Quaternaire moyen du Sud-Est de la France et d'autre part celle de leurs relations avec ceux du Quaternaire inférieur (Villafranchien) et du Quaternaire supérieur de la même région, afin d'essayer de déterminer leur degré d'évolution.

Je tiens à souligner qu'il ne faut pas étendre à toute l'Europe les résultats obtenus dans ce travail sur les associations fossiles quaternaires, car il est très possible que les faunes du Sud-Est de la France possèdent une certaine originalité, duc en partie à leur situation en zone méditerranéenne; c'est la raison pour laquelle j'ai essayé de déterminer, quand celà était possible, le sens d'évolution de certaines espèces de Carnivores, afin que le degré d'évolution puisse être utilisé dans un but chronologique, en dehors de toute considération géographique.

1. ÉTAT ANTÉRIEUR DES RECHERCHES

Mal connues parce que les gisements de cet âge sont rares, mal datées ou de façon imprécise, les faunes de ce que l'on appelait le « Quaternaire ancien » avant le Congrès géologique de 1948, ont cependant suscité l'intérêt de nombreux paléontologistes et plus particulièrement des chercheurs germaniques. Au début du siècle, les travaux de Von Reichenau sur les faunes de Mosbach, Süssenborn, ceux de Kormos en Pologne sur Villany, Püspükfürdö, etc., de Freudenberg sur Hundsheim, puis plus tard ceux de Rüger sur Mauer, sont désormais des études classiques auxquelles il est indispensable de se reporter encore actuellement.

En France et en Italie, par contre, l'intérêt était plutôt tourné vers les faunes Pliocènes de l'Auvergne et d'Italie (Val d'Arno, Olivola) mises en valeur grâce aux travaux de Forsyth Major, Weithofer, del Campana, M. Boule. Cependant les premières monographies relatives aux faunes du Quaternaire supérieur, dues à M. Boule, celle de Grimaldi (1906), et celle de l'Observatoire (1926), paraissent durant cette période.

Malgré celà, on est obligé de constater que l'orientation des recherches a relativement peu variée depuis : les chercheurs d'Europe moyenne, grâce aux travaux de Söergel, Kretzoi, Kalhke, Heller, Thenius, continuant à s'intéresser à cette période ancienne du Quaternaire appelée maintenant le Quaternaire moyen, les français, italiens et espagnols (P. Bout, J. Viret, A. Azzarolli, M. Crusafont) étant plutôt tournés vers l'étude des faunes de la fin du Tertiaire et du Quaternaire ancien de type villafranchien.

Cet état de fait était dû évidemment à ce que l'on connaissait peu de gisements du Quaternaire moyen en France, et qu'ils étaient soit mal localisés dans le temps (grotte des Pyrénées), soit que leur étude avait été dominée par un autre centre d'intérêt, d'ordre préhistorique par exemple (Abbeville).

La découverte et l'étude de gisements de cet âge en France ou en Europe méridionale devenait alors un maillon important pour la compréhension des faunes quaternaires dans leur ensemble.

Source : MNHN, Paris

II. LES GISEMENTS PALÉONTOLOGIQUES QUATERNAIRES DU SUD-EST DE LA FRANCE DANS LEUR CADRE CHRONOLOGIQUE (fig. 1)

Dans le tableau 1, j'ai essayé de situer dans leur cadre chronologique les principaux gisements paléontologiques dont il va être question dans ce travail, et dans le tableau 2 de mettre en évidence leur extension dans le temps.

A. Gisements du Quaternaire ancien

Dans le Sud-Est, on ne connait pas de gisements contemporains du Gunz, mais un peu plus au Nord dans la vallée du Rhône, le gisement de *Saint-Vallier* a fourni une très belle faune étudiée par J. Viret en 1954. Cet ensemble typiquement villafranchien a constitué pour moi un élément de comparaison indispensable. Il semble que le gisement de Saint Vallier s'étende sur deux stades glaciaires séparés par un interstade, d'âge gunzien.

TABLEAU 1. — *Principaux gisements paléontologiques quaternaires du Sud-Est de la France dans leur cadre chronologique*

Chronologie glaciaire	Gisements
Post-glaciaire (début).....	Abri Cornille (Istres, Bouches-du-Rhône). Chinchon (Saumanes, Vaucluse).
Würm[2].....	Majorité des gisements du Sud-Est, dont les principaux sont : ensemble des grottes du Gardon (Gard) [la Balauzière, la Salpétrière, grotte Bayol...]. Abri des Peyrards (Buoux, Vaucluse). Niveaux supérieurs de Rigabe (Artigues, Var). L'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). Grotte des Cèdres (Plan d'Aups, Var). Niveaux supérieurs de la grotte de l'Observatoire.
Riss-Würm.....	Grotte de Mars (Vence, Alpes-Maritimes). Couches H et I de Rigabe (Artigues, Var).
Riss[2].....	Grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Niveaux inférieurs de Rigabe (Artigues, Var). Niveaux inférieurs de la grotte de l'Observatoire (Principauté de Monaco). Châtillon-Saint-Jean (Drôme) [1].
Mindel-Riss.....	Grotte du Mas des Caves (Lunel-Viel, Hérault).
Mindel.....	Grotte de l'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône). Remplissage karstique de Cimay (Evenos, Var).
Gunz-Mindel.....	Besse (Var). Durfort (Gard). Travertins de Marseille (Bouches-du-Rhône). Grotte du Vallonnet (?), Roquebrune-Cap-Martin (Alpes-Maritimes).
Gunz.....	Saint-Vallier (Drôme) [1].

1 Bien que située à la limite Nord de la région étudiée (plutôt en zone alpine que méditerranéenne) ces deux gisements sont très importants pour la compréhension de l'ensemble.

2 Bien que situées en Italie il ne faut pas omettre la présence des grottes de Grimaldi principalement d'âge würmien et rissien.

Source : MNHN, Paris

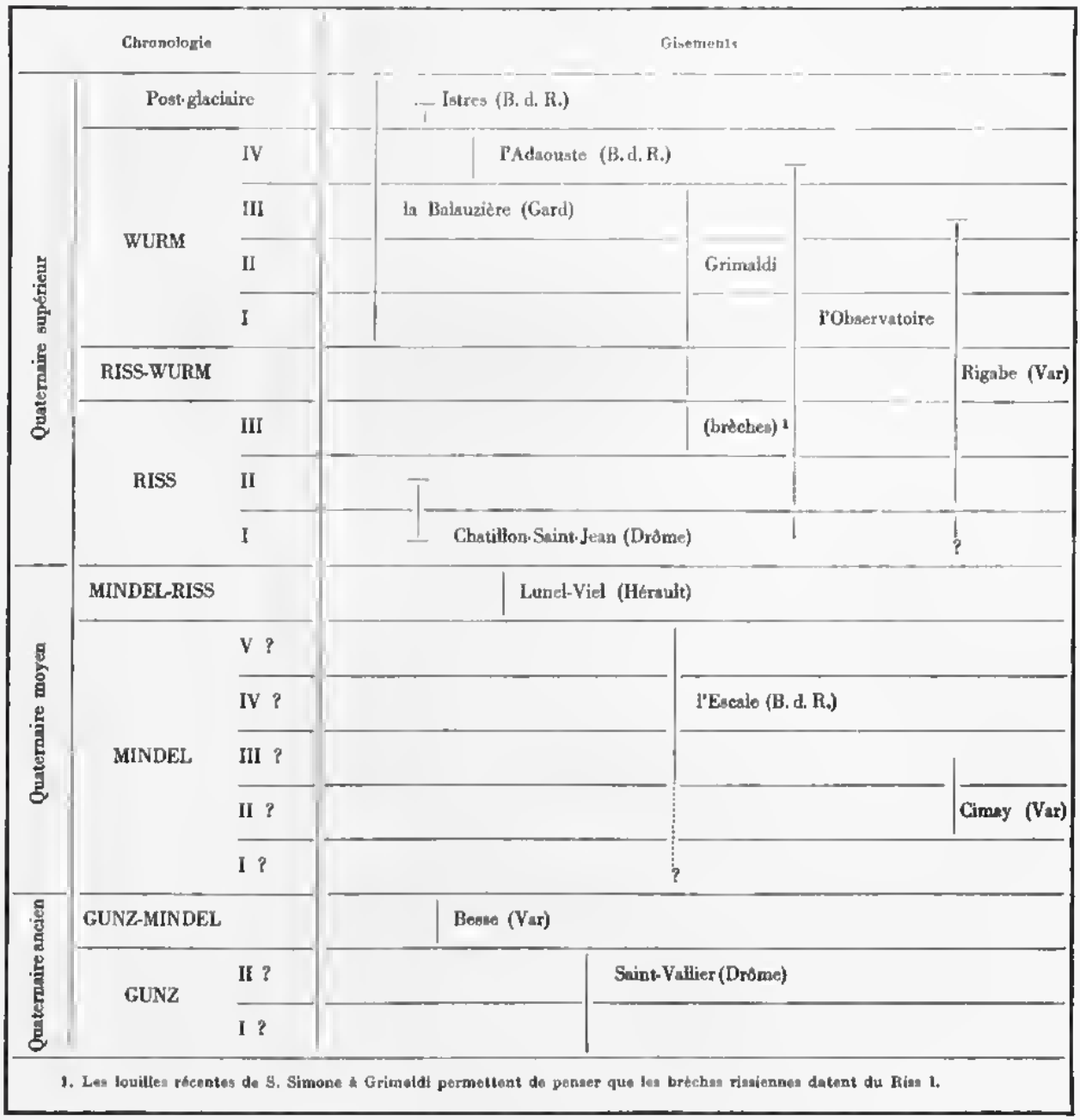
FIG. 1. — Emplacement des différents gisements paléontologiques du Sud-Est de la France

Source : MNHN, Paris

Par contre, plusieurs gisements à faune interglaciaire d'âge Gunz-Mindel sont connus dans le Sud-Est de la France : *Durfort* (Gard), *Besse-sur-Issole* (Var), les *travertins de Marseille* (Bouches-du-Rhône) et une partie de la faune de la grotte du *Vallonnet* (Alpes-Martimes). Les trois premiers sites ont en commun le fait d'avoir fourni principalement des restes d'*Elephas meridionalis*.

Comme gisement-type de cette période, je prendrai celui de Besse-sur-Issole découvert en 1965 dans le bassin de l'Argens et fouillé en 1965 et 1966. Un squelette d'éléphant a été trouvé au sommet d'argiles bleues ou verdâtres d'origine fluviatile ou palustres qui atteignent une dizaine de mètres d'épaisseur. La coupe établie par E. Bonifay a l'intérêt de montrer une grande similitude avec celle de Durfort, gisement dont l'étude vient d'être reprise.

TABLEAU 2. — *Gisements paléontologiques quaternaires types du Sud-Est de la France : leur extension dans le temps*



1. Les fouilles récentes de S. Simone à Grimaldi permettent de penser que les brèches rissiennes datent du Riss I.

Source : MNHN, Paris

B. Gisements du Quaternaire moyen

1. Découverte en 1960, lors du creusement du canal E.D.F. de Saint-Estève-Janson, *la grotte de l'Escale* (Fig. 2) a révélé la présence de « trois ensembles de cailloutis cryoclastiques et de limons correspondant à des climats froids séparés par un ravinement et un sol d'altération » [1]. L'ensemb le froid supérieur (couches H, I, J) correspond au Mindel supérieur et se compose de cailloutis qui passent à des limons jaunes et à des sables verts vers le fond de la grotte. L'interstade est représenté par un sol d'altération (couche G). L'ensemble froid moyen (couches B, C, D, E, F) est lui-même séparé de l'ensemble froid inférieur (couche A, formée d'éboulis) par un ravinement important et par un encroûtement phosphaté. La base du remplissage n'est pas atteinte. Le sondage entrepris à l'entrée de la grotte en 1966 a mis au jour le sol Mindel-Riss (stérile) qui mesure plusieurs mètres d'épaisseur.

Le grand intérêt de cet ensemble est d'être, d'une part très fossilifère, et d'autre part de permettre par sa stratigraphie d'établir les relations entre les faunes et les variations du climat de façon sûre (Fig. 2).

2. Immédiatement avant les faunes de l'Escale, on peut situer le gisement de *Cimay* (Var) qui a fourni relativement peu de fossiles.

3. On sait que les faunes quaternaires ont principalement livré des restes de *Crocuta*; or, la présence d'une mandibule d'*Hyaena* trouvée dès le début des fouilles de sauvetage de la grotte de l'Escale attira mon attention. L'*Hyaena* de l'Escale avait une parenté évidente avec celle trouvée dans les grottes pyrénéennes d'Es-Taliens et de Montmaurin, et à la limite de mon terrain de thèse avec celle de *Lunel-Viel,* publiée par M. de Serres en 1828. E. Bonifay et moi-même décidèrent alors de reprendre les fouilles de ce dernier gisement en 1962.

Ce site quaternaire marque une date historique, car il a été le premier en France à faire l'objet de fouilles systématiques. La découverte et les fouilles des grottes de Lunel-Viel sont rapportées à la page 49 du mémoire de M. de Serres :

« Ce fut en 1800, qu'après avoir enlevé un grand massif de ces pierres de taille, on aperçut, à environ 10 m au dessous du sol, une petite ouverture dans un rocher; cette ouverture permettait à peine d'y introduire la tête; agrandie par les soins du propriétaire, elle conduisit à une petite pièce d'environ quinze mètres de longueur, sur une largeur fort inégale de quatre à cinq mètres... Personne jusqu'en 1824 ne se douta que ces souterrains continssent un grand nombre d'ossements fossiles. A cette époque, MM. Prost, colonel du 3e régiment du génie, alors en garnison à Montpellier et Monsieur Romphleur, capitaine dans le même régiment, visitèrent le vestibule découvert en 1800. Ce dernier distingue au milieu du limon un corps qui lui parut en os; s'étant empressé de le mettre à découvert, il en recueillit les débris, et l'apporta à l'un de nous (M. de Serres). Celui-ci s'assura que cet os étoit réellement fossile, et que ce n'étoit point un os d'une mule que les gens de la campagne de M. Gautier avoient prétendu y avoir enterrés. Cet os qu'il fit restaurer était un fémur gauche d'aurochs, et non de chameau comme il s'empresse de le reconnoitre lui-même ayant été trompé à cet égard par la manière fautive que l'on avoit suivie dans sa restauration... »

Les fouilles commencent sous la direction de M. Monquin-Tandon; les résultats sont pauvres dans le vestibule, par contre dans le couloir : « M. Gautier écrivit à M. de Serres, que dans une des cavités du couloir, les ossements y étoient entassés en aussi grand nombre qu'ils le sont dans un cimetière. » Les fouilles financées par le gouvernement s'organisent; on découvre alors « une grande caverne dont l'issue étoit masquée par des limons qui remplissoient la partie Sud-Ouest du vestibule. C'est de cette caverne qu'ont été retirés le plus grand nombre des ossements que nous décrirons dans cet ouvrage ». Les fouilles se terminent en 1827. Mais la découverte d'un nouveau boyau à remplissage fossilifère prouve « que les cavités que nous connoissons sont loin d'être les seules qui y existent ». La monographie de M. de Serres porte sur 1 200 pièces ostéologiques.

Deux faits importanta ont cependant totalement échappé à M. de Serres [2] : l'accumulation des ossements de Lunel-Viel est due aux hommes préhistoriques dont on retrouve l'outillage lithique, et le remplissage est interglaciaire, d'âge Mindel-Riss.

Complément indispensable de la grotte de l'Escale pour l'étude du Quaternaire moyen, les campagnes de fouilles effectuées depuis 1962 m'apprirent que les faunes de Lunel-Viel comblaient une lacune importante :

1. E. Bonifay, 1965, stratigraphie des loess anciens et récents dans le Sud-Est de la France. *Bull. de l'A.F.E.Q.*, n° 2.
2. Ce qui est normal étant donné l'époque où les fouilles furent faites.

Source : MNHN, Paris

FIG. 2. — Coupe géologique de la grotte de l'Escale (Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône)

Stratigraphie établie par E. Bonifay

A. *Mindel supérieur*

Dernier stade mindélien.

Couches I, J, K, L, M : pas encore étudiées (2 à 4 mètres).
Couches H et H1 : très fossilifères; cailloutis cryoclastiques (3 à 5 mètres).
Couche H cr. : cailloutis rougeâtres, fossilifères, intercalés dans la couche H.

Dernier interstade mindélien (puissance 1 à 3 mètres).

Couche G : couche rouge (interstadiaire remanié), fossilifère; consolidée en brèche avec intercalations travertineuses (calcaires à graines de *Celtis* G') et foyers f.
Brèche G1 : brèches rouges, fossilifères, remplissage de la cheminée Nord.

Avant-dernier stade mindélien : (puissance 4 à 6 mètres).

Couches F, E : cailloutis cryoclastiques et intercalations de limons jaunes loessiques. Fossilifères.
Couches D, C : cailloutis cryoclastiques et limons loessiques rougeâtres. Fossilifères.
Couche B1 : cailloutis rouges et limons rouges. Fossilifères.
Couche B2 : argile grise.
Couche B3 : argiles grises et rouges avec quelques cailloutis peu cryoclastiques. Fossilifères. Graines de *Celtis*. Fin de l'avant-dernier interstade?

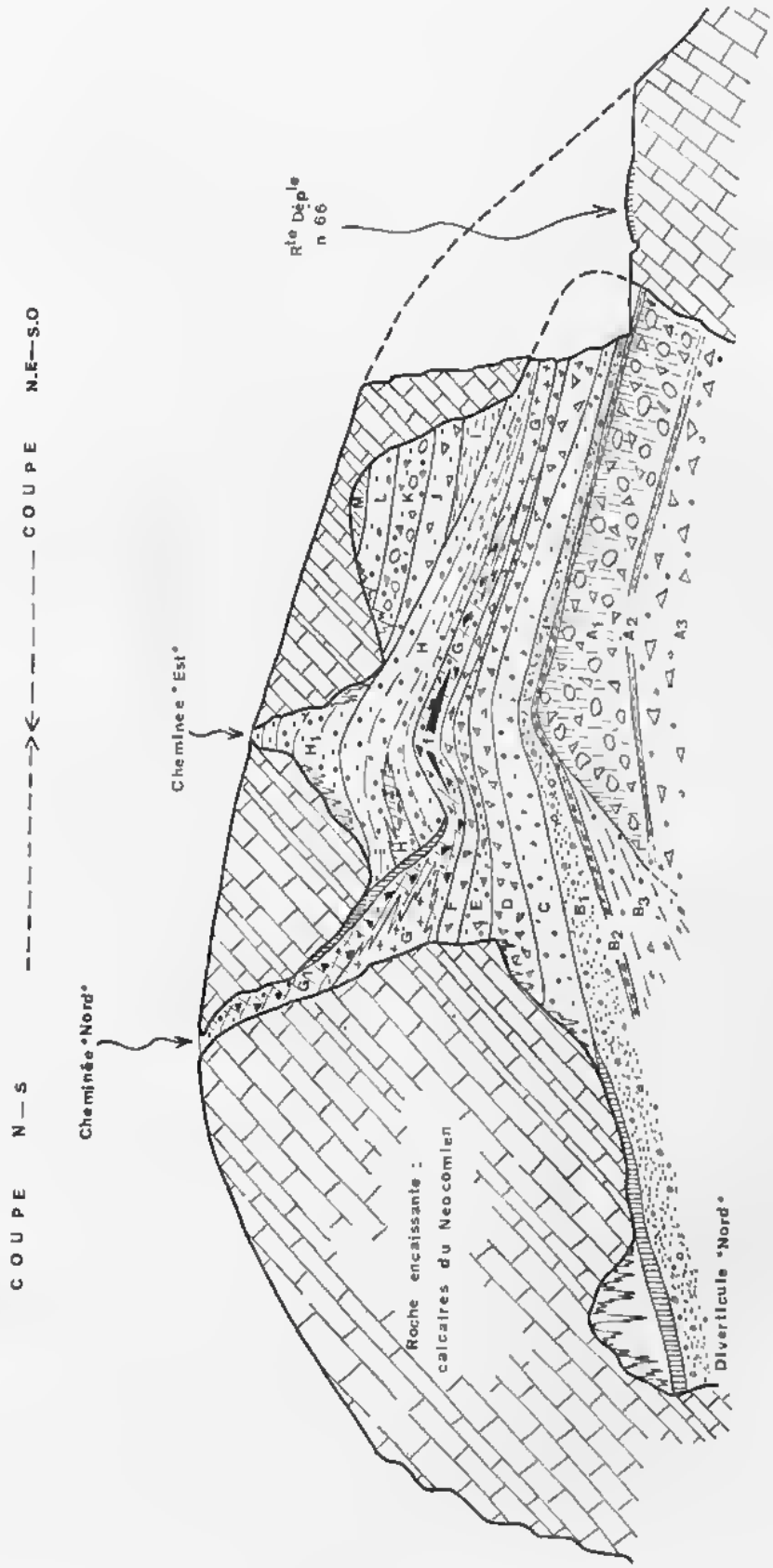
B. *Mindel moyen*

Avant-dernier interstade mindélien : ravinement et base des couches B.

Stade froid du Mindel moyen : faune non connue (puissance 4 mètres minimum).

Couche A1 : brèche cryoclastique et concrétions phosphatées.
Couche A2 : argiles grises.
Couche A3 : brèches et cailloutis rougeâtres.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

les fossiles sûrement interglaciaires sont rares et ceux du Quaternaire moyen étaient pratiquement inconnus en Europe méridionale.

La stratigraphie de la zone 1 dans la grotte principale montre un remplissage fossilifère épais de 5 mètres, subdivisé en 12 couches distinctes par E. Bonifay (Fig. 3).

Sous cet ensemble fossilifère formé d'une alternance de cailloutis et de couches plus ou moins sableuses se trouvent des argiles rouges et un amas de blocs rocheux très altérés. En 1966, des sondages ont permis de localiser l'entrée primitive à une trentaine de mètres en amont de la fouille actuelle. L'un deux a rencontré les argiles rouges à 18 mètres de profondeur et a atteint la profondeur de 23 mètres sans rencontrer le rocher il paraît donc probable que les fouilles futures permettront d'exhumer des fossiles mindéliens, si les couches inférieures s'avèrent fossilifères.

C. Gisements du Quaternaire supérieur

Ce sont les plus nombreux, au moins en ce qui concerne le Würmien.

1. *Les gisements rissiens :* la grotte du *Lazaret* (Alpes-Maritimes) en cours de fouille par H. de Lumley a fourni un outillage préhistorique abondant. Le remplissage est important.

Le Riss III est représenté par des niveaux cryoclastiques d'une épaisseur de deux mètres environ. L'interstade Riss II-III correspond à un phénomène de concrétionnement qui se traduit soit par une croûte stalagmitique, soit par une pellicule de calcite, soit par une brèche de 20 cm d'épaisseur. Le niveau Riss II est constitué par un cailloutis cryoclastique très gélif, emballant des blocs très volumineux. L'interstade Riss I-II se traduit par une épaisse couche d'argile rouge de plus d'un mètre d'épaisseur.

Enfin, la base du Rissien n'est connue qu'à l'entrée de la grotte et est formée de trois niveaux : argiles colluviées et cailloutis, puis cailloutis cryoclastiques seuls et cailloutis cryoclastiques avec gros blocs et ciment d'argile rouge. La faune qui provient du Lazaret n'a pas encore fait l'objet d'une étude paléontologique.

C'est actuellement dans le Sud-Est, un des ensembles rissien les plus complets, avec celui de Rigabe (Var).

Cependant E. Bonifay a proposé une interprétation sensiblement différente de cette stratigraphie où seuls seraient représentés les deux derniers stades du Riss : le Riss II, à la base, séparé du Riss III par le sol rouge, et le Riss III subdivisé en Riss III*a* et Riss III*b* par un encroûtement calcaire [1].

Les niveaux inférieurs de *Rigabe* (Var) sont encore en cours de fouille (Fig. 4) : d'après E. Bonifay (1965), le Rissien supérieur est représenté par : un cailloutis cryoclastique fortement altéré et épais de 0,30 à 0,40 m (couche J), un cailloutis cryoclastique moins altéré (0,40 à 0,50 m : couche K), un cailloutis altéré dans une matrice limoneuse brun-rougeâtre (1 à 1,20 m : couche L), une couche rouge compacte (couche N).

Le Rissien moyen qui est aussi fossilifère correspond aux couches X, O, P, Q, R et S qui correspondent successivement à : un cailloutis très altéré, épais de 0,50 à 1 m, un limon argileux de couleur brun-rouge (0,50 à 0,70 m), un cailloutis très altéré (0,10 m), un limon argileux brun-rouge (0,50 à 0,80 m), un cailloutis très altéré (0,10 m), et un limon argileux brun-rouge dont la base n'a pas été atteinte.

A la *grotte du Prince*, en Ligurie italienne, le Rissien est représenté par des lambeaux de brèches qui ont fourni quelques fossiles assez caractéristiques (M. F. et E. Bonifay, 1962) [2].

Les niveaux inférieurs de la *grotte de l'Observatoire* ont certainement fourni une grande masse de fossiles mais ils ont été pour la plupart mélangés avec ceux des niveaux supérieurs würmiens, ce qui rend impossible toute étude de détail.

Enfin, la faune de *Châtillon Saint-Jean* étudiée récemment par C. Chauviré (1962) est très probablement interstadiaire Riss I-II; elle a fourni un bel ensemble de référence dont il sera fréquemment question dans l'étude qui va suivre. La paléontologie du gisement a été menée de front avec l'étude géologique et palynologique (due à J. Sauvage) ce qui compose une étude sûre et complète.

La coupe de la carrière Fournier d'où provient la quasi totalité des fossiles se présente comme suit : « à la base, affleure un banc de cailloutis et de graviers recoupés par le front de taille sur 3 à 4 mètres de hauteur. Puis vient un horizon de sables grossiers fossilifères, de 3 m de puissance, surmonté à nouveau par des cailloutis et des graviers

1. E. Bonifay. Remarques sur le Pleistocène marin des Alpes Maritimes *Bull. Soc. Geol. France* (7), VII, 1965.
2. Que l'on peut dater du Riss I depuis les fouilles de L. Barral et S. Simone.

Source : MNHN, Paris

0 564019 6

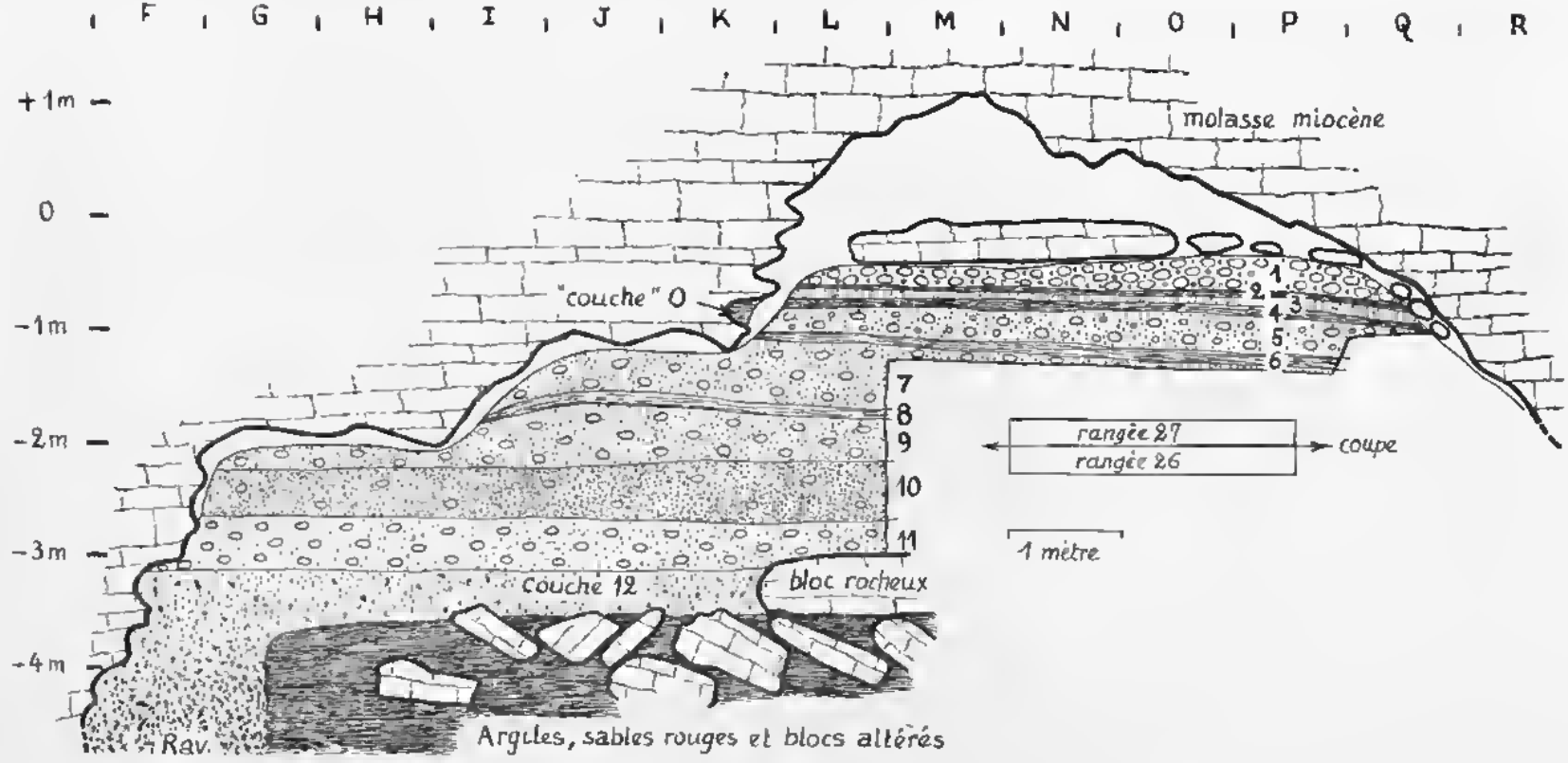


FIG. 3. — Grotte I, Mas des Caves (Lunel-Viel, Hérault)

Coupe géologique établie par E. Bonifay

Ensemble II : Mindel-Riss, fossilifère.

Couche 0 : limon argileux rougeâtre; lambeaux résiduels dans les creux du rocher.
Couche 1 : cailloutis sec.
Couches 2, 4, 6 : limons sableux jaunes à rougeâtres, très fossilifères.
Couches 3, 5, 7 : cailloutis et limons sableux; fossilifères.
Couche 8 : sable jaune stérile.
Couche 9 : cailloutis et limon argileux rougeâtre. Très fossilifères.
Couches 10 à 12 : limons argileux rougeâtres plus ou moins chargés en cailloutis; fossilifères.
Rav. : ravinement empli par limon sableux rougeâtre. Fossilifère (couches 13 et 14).
La puissance moyenne totale des couches 1 à 12 est de 4,5 mètres.
Le ravinement a une profondeur supérieure à 1 mètre.

Ensemble I : ante Mindel-Riss, stérile.

Argiles et sables rouges avec blocs rocheux très altérés. Connus sur 4 à 5 mètres de puissance. Base non atteinte.

Source : MNHN, Paris

dont la puissance varie de 1 à 10 m. Les cailloutis du sommet sont consolidés en une dalle de poudingue actuellement très disloquée ». Les fossiles proviennent pour la plupart de la couche sableuse mais certains, remaniés du niveau sableux, ont été trouvés dans une lentille de sable argileux qui contient quelques galets.

L'étude sédimentologique des sables qui représentent des lambeaux de terrasse a permis à l'auteur de rattacher le gisement à une haute terrasse fluvioglaciaire rissienne développée en amont et donc de dater la faune de l'avant-dernière glaciation.

2. *L'interglaciaire Riss-Würm* est représenté au *Lazaret* par une très forte altération suivie d'un concrétionnement, puis un transport d'argiles plastiques rouges qui sont recouvertes par un épais plancher stalagmitique. La faune qui en provient n'est pas encore publiée.

Il en est de même à la grotte de *Rigabe*.

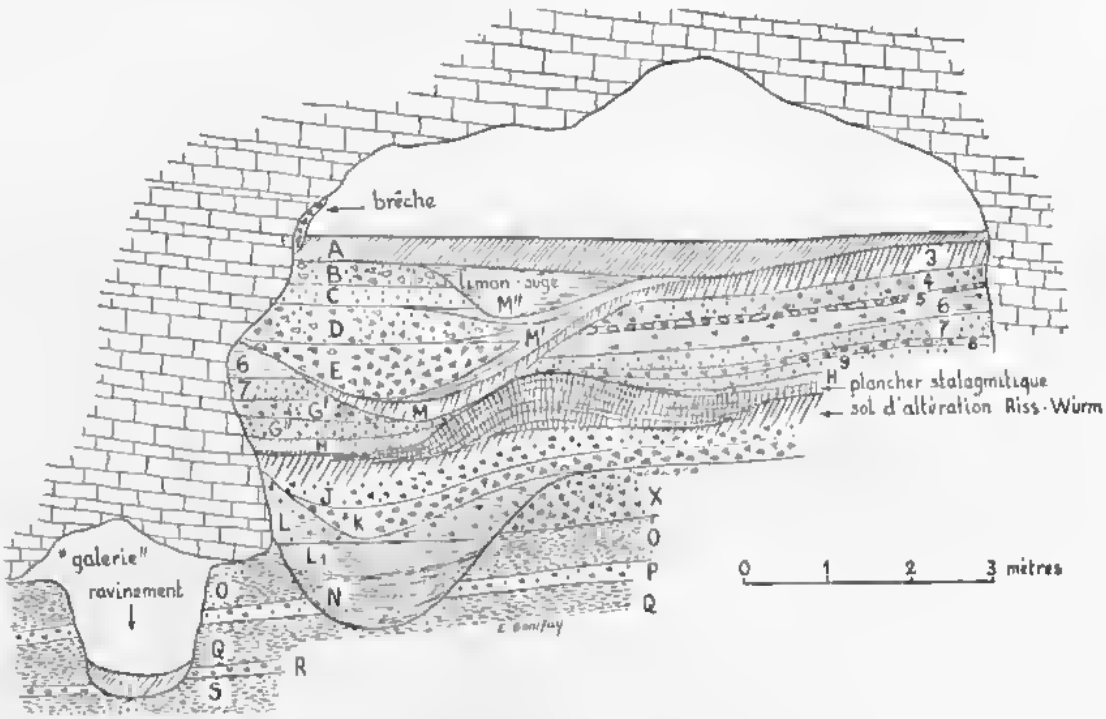


Fig. 4. — Grotte de Rigabe (Artigues, Var)

Stratigraphie établie par E. Bonifay

Dépôts würmiens.

Würm III : brèches en placages résiduels.

Würm II :

Couches B, C, D, E : cailloutis cryoclastiques et limons rouges ou brun-rouges, avec industries moustériennes.

Couche M″ : limons rouges remaniés.

Couche M′ : sol rouge d'altération interstadiaire remanié.

Interstade Würm I-II : sol d'altération (sol rouge) à l'extérieur de la grotte (couche 3), passant à l'intérieur à des limons rouges (couche M).

Würm I : couches 4, 5, 6, 7, 8, 9, G′ et G″ : cailloutis et argiles brun-rouge foncé, avec industries moustériennes.

Interglaciaire Riss-Würm :

Couche II : sables dolomitiques jaunes, fossilifères; plancher stalagmitique.

Couche I : sol d'altération (remanié dans la grotte), fossilifère.

Dépôts rissiens.

Riss III :

Couches J, K : fin du Riss III : cailloutis cryoclastiques, fossilifères. Industrie pré-moustérienne.

Couches L, L1, N : cailloutis et argiles rouges, industries prémoustériennes, fossilifères.

Interstade Riss II-III : ravinement.

Riss II :

Couche X : cailloutis cryoclastiques (fin du Riss II) avec industrie prémoustérienne et faune abondante.

Couches O, Q, S : argiles rouges; industrie prémoustérienne et faune fossile.

Couches P, Q : cailloutis très altérés; industrie prémoustérienne et faune fossile.

Base de ces dépôts non atteinte.

Source : MNHN, Paris

La grotte de *Mars* à Vence a fourni une faune célèbre étudiée par Bourguignat au début du siècle mais dispersée depuis dans la plupart des collections de faunes quaternaires de France; aon étude globale est devenue impossible. La stratigraphie du gisement, relevée par H. de Lumley (1965) permet de penser que les fossiles étaient très probablement d'âge interglaciaire riss-würm; en effet, le niveau d'argile plastique rouge qui contenait la faune, épais de 30 cm environ, était recouvert par un plancher stalagmitique comme à la grotte du Lazaret. Malheureusement les fouilles de Bourguignat ont fait disparaître la presque totalité de la couche fossilifère.

3. En ce qui concerne les niveaux paléontologiques d'*âge würmien*, leur stratigraphie et leur étude géologique ont en général fait l'objet de travaux détaillés publiés ces dernières années; c'est le cas des grottes du Gardon, des niveaux supérieurs de Rigabe (Var) [E. Bonifay, 1964-1965], des Peyrards (Vaucluse) [H. de Lumley, 1965], de l'Adaouste (Bouches-du-Rhône) [E. Bonifay, 1962], de la grotte des Cèdres (Var) [Escalon de Fonton et Ramlot, 1953], et au post-glaciaire de l'abri Cornille (Bouches-du-Rhône) [Escalon de Fonton et H. de Lumley, 1955 [1]] et de Chinchon (Vaucluse) [Paccard, 1961 [2]].

Il ressort de ce résumé que la stratigraphie fine prend au Quaternaire une importance capitale : la succession des climats et leurs variations sont rapides, nous verrons qu'elles entrainent des variations de faunes presque aussi nettes : la faune de chaque niveau a son originalité propre liée au climat contemporain.

III. MÉTHODES D'ÉTUDE

On ne peut pas parler de méthode d'étude particulière aux faunes quaternaires, mais il faut souligner ici l'importance donnée aux études métriques. La relative abondance des fossiles au Quaternaire permet de dépasser le stade de la variation individuelle et d'établir les marges métriques de la plupart des os longs de l'espèce étudiée, ainsi que ses rapports dentaires. Certaines valeurs métriques et certains rapports dentaires varient de façon peu importante durant le Quaternaire et l'on peut alors considérer que ces fluctuations s'effectuent à l'intérieur du cadre de l'espèce car elles ne se traduisent pas par des différences morphologiques visibles; elles sont plutôt le signe d'une *tendance* vers un régime différent (plus carnivore par exemple si les carnassières augmentent de volume et les tuberculeuses diminuent). Si ces critères métriques affectent une grande partie de la population, j'ai pensé qu'ils doivent être pris en considérstion et je leur ai alors donné une valeur sous-spécifique qui représente le stade évolutif de la population. Comme un individu isolé n'est souvent pas déterminable au-delà de l'espèce, les critères sous-spécifiques d'ordre métrique sont liés au nombre des individus étudiés. C'est la raison pour laquelle je considère dans ce travail que les variations métriques n'ont de réelle valeur que lorsqu'elles portent sur plusieurs individus. J'insiste sur le fait que ces mesures constituent un moyen complémentaire à l'étude morphologique de détail et en aucun cas ne la remplacent. Les marges métriques et les rapports dentaires qui varient dans le temps deviennent alors un moyen de datation car ils délimitent un eadre dans lequel on peut essayer d'enfermer la population [3].

Il faut aussi souligner le peu de résultats donnés par l'étude morphologique du squelette; en ce qui concerne les genres fréquents au Quaternaire (*Canis*, *Crocuta*, *Felis*) les différences ostéologiques d'un niveau à l'autre sont minimes, elles portent le plus souvent sur la taille et nous revenons alors à l'étude métrique. J'ai cependant essayé toutes les fois où celà était possible de signaler les caractères qui m'ont semblé particuliers.

Le travail de comparaison est axé dans deux directions : d'une part, avec les espèces actuelles qui constituent l'ensemble de référence indispensable; d'autre part, avec les faunes de même âge qui sont principalement situées en Europe moyenne (Allemagne, Autriche, Hongrie) et en Europe méridionale (Italie), accessoirement en Espagne et en Angleterre.

1. M. Escalon de Fonton, 1955 — Quelques civilisations de la Méditerranée septentrionale et leur intercurrences. *Bull. S.P.F.*, LII, n° 7.

2. M. Paccard, 1961 — L'abri n° 1 de Chinchon. *Bull. S.P.F.*, LVIII n° 1-2.

3. Pour la plupart des mesures données il s'agit de la mesure *maxima*, sinon je l'ai signalé dans le texte.

Les mesures ont été prises au 1/10 de millimètre; elles sont toutes exprimées en millimètres. Lorsque cette précision devenait inutile ou n'était pas possible, j'ai indiqué le plus souvent env. (environ) ce qui signifie une précision de l'ordre du millimètre.

En ce qui concerne la numérotation des fossiles inédits de l'Escale, la lettre indique la couche, les chiffres le numéro d'ordre du fossile; pour ceux de Lunel-Viel, le niveau correspondant au premier chiffre sauf pour les éléments provenant de la zone V (notés LV — V —) qui ne peuvent pas encore être intégrés à la stratigraphie générale du gisement.

Source : MNHN, Paris

Enfin, je dois attirer l'attention sur deux faits importants : tout d'abord la classification géologique employée dans ce travail est la chronologie glaciaire alpine; comme elle est liée aux variations du climat, elle rend évidente l'alternance climat froid-climat tempéré. Mais ces alternances sont de longueur inégale dans le temps : le Würm est la glaciation la plus courte, le Mindel probablement la plus longue, l'interglaciaire Mindel-Riss étant sans doute la période tempérée la plus importante, alors que le Riss-Würm a été de courte durée. Ces alternances climatiques n'ont donc pas eu les mêmes influences sur les faunes et on peut constater, par exemple, que si le Mindel-Riss a permis l'installation d'une biocénose adaptée au climat interglaciaire et caractérisée par sa richesse en espèce, il n'en a pas été de même, semble-t-il au Riss-Würm, qui n'a fourni qu'une faune banale dans laquelle aucun enrichissement caractéristique n'est visible [1].

Le second point important est la difficulté réelle de travailler sur les anciennes collections. La plupart du temps elles ont été récoltées sans référence stratigraphique sûre et les fossiles des différents niveaux ont été mélangés et rendus inutilisables pour l'étude des associations animales fossiles. Les faunes recueillies actuellement selon des procédés topographiques précis et minutieusement dégagées sur place ou en laboratoire, permettent une étude plus complète et plus précise. Je ne pense pas pour autant qu'il faille négliger l'apport des anciennes collections mais je les ai utilisées avec prudence, plutôt comme complément des faunes inédites que comme unité de référence.

1. J'ai adopté dans ce travail la terminologie, le cadre et les équivalences chronologiques publiées par E. Bonifay en 1964. En particulier, les subdivisions générales du Quaternaire sont les suivantes :

— Quaternaire ancien : avant le Mindel (faunes villafranchiennes).
— Quaternaire moyen : Mindel et Mindel-Riss.
— Quaternaire supérieur : Riss, Riss-Würm et Würm.

(E. Bonifay : Pliocène et Pleistocène mediterranéens : vue d'ensemble et essai de corrélations avec la chronologie glaciaire. *Annales de Paléontologie*, tome L).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

FAMILLE DES *CANIDAE*

1. GENRE *CANIS* LINNE, 1758

CANIS ETRUSCUS Forsyth Major, 1877

Tableaux 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15.
Planches I à VI.

La principale caractéristique de la faune de Carnivores du gisement de l'Escale réside dans l'abondance des restes de *Canis*. Les couches CD et H sont les niveaux les plus riches en restes de Canidés; il faut noter qu'ils correspondent à une sédimentation effectuée sous un climat froid, au contraire de la couche G, déposée dans un milieu plus tempéré, et qui n'a livré aucun reste de *Canis* à ce jour. Le matériel de l'Escale, et ceci est valable pour tous les restes paléontologiques, a la particularité d'être un excellent matériel d'étude; il n'est pas rare d'y rencontrer des squelettes complets car les animaux sont venus mourir sur place, de mort naturelle, contrairement à la plupart des gisements préhistoriques où la fréquence de certains os, l'absence systématique d'autres, ainsi que certaines fractures volontaires observables sur les os longs, dénotent l'intervention humaine.

A. Matériel étudié

1. *Ensemble inférieur de la grotte de l'Escale.*

L'ensemble inférieur correspond à une période glaciaire du début du Mindel supérieur (couches C, CD, D et E) : cet ensemble forme un tout déposé sous un climat froid, plus froid que la couche B qui le précède; il renferme avec la couche E, le niveau correspondant au climat le plus froid observé dans le gisement. Ces restes correspondent au moins à ceux de 12 individus.

a. *Dentitions supérieures*

Couche C.

C-2079 : Fragment de mâchoire supérieure droite avec P^4, M^1 et M^2. Adulte.
C-3600 : Fragment de mâchoire supérieure gauche qui porte la carnassière incomplète, P^2, P^3, M^1 et M^2 jointives; prémolaires isolées se rapportant au même individu. Adulte.
C-3831 : Fragment de mâchoire supérieure gauche avec P^4, M^1 et M^2. Adulte.

Couche CD.

CD-2 : Carnassière et deux tuberculeuses isolées mais provenant du même animal. Adulte.
CD-4 : Crâne ayant subi une très forte déformation latérale, cassé en avant des carnassières avec P^4, M^1 et M^2 gauches et droites. Adulte.
CD-6 : Crâne complet. Adulte. Individu complet (connexion anatomique).
CD-9 : Palais en plusieurs fragments auquel ne manquent que les incisives médianes gauches. Adulte.
CD-602 : Fragment de mâchoire supérieure gauche avec P^4, P^3 et P^2. Adulte.

Source : MNHN, Paris

CD-605 : Fragment de mâchoire supérieure gauche avec M^1 et M^2 et la même du côté droit avec aussi M^1 et M^2, carnassière droite au talon cassé. Adulte.
CD-606 : Fragment de mâchoire supérieure droite avec P^4, M^1, M^2. Adulte.
CD-607 : Fragment de mâchoire supérieure droite avec P^3, P^4, M^1 et M^2. Adulte.
CD-608 : Fragment de palais dont les 2 tuberculeuses droites et gauches sont étudiables. Adulte.
CD-609 : Fragment de mâchoire supérieure avec quelques dents isolées : canines, incisives, P^4 et M^1. Adulte.
CD-632 : M^1 et M^2 jointives du côté droit et carnassière isolée gauche. Adulte.
CD-7204: Fragment de mâchoire supérieure droite avec P^4, M^1, M^2. Adulte.
CD-7205: Fragment de mâchoire supérieure gauche avec P^4, M^1, M^2. Adulte.

Couche D.

D-8..... Crâne complet auquel manquent 2 prémolaires droites, les incisives et les canines. Adulte.

b. *Dentitions inférieures*

Mandibules complètes.

CD-2 : Deux demi-mandibules à dentition complète sauf les 3 incisives droites et la M_3 droite; branche montante cassée provenant très probablement d'un même individu. Adulte.
CD-6 : Absolument complète sauf P_2 gauche. Adulte.
CD-9 : Dentition complète sauf P_2 gauche et branche montante droite cassée. Adulte.
CD-10 : Dentition complète, branche montante cassée. Adulte.
E-2469 : Demi-mandibule gauche sans les incisives. Branche montante cassée. Adulte.
E-2470 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent la carnassière et M_3. Adulte. Probablement symétrique de la précédente.

Demi-mandibules complètes.

CD-587 : Demi-mandibule gauche sans les incisives, la canine et M_3. Adulte très âgé.
CD-588 : Demi-mandibule droite sans les incisives, M_3 et P_1. Adulte âgé.
CD-589 : Demi-mandibule gauche sans les incisives, la canine, P_1, P_2 et M_3. Adulte.
CD-590 : Demi-mandibule droite sans les incisives, canines, P_1, P_2, P_4 et M_3. Adulte.
CD-591 : Demi-mandibule gauche sans la canine et P_2. Adulte âgé.
CD-592 : Demi-mandibule gauche sans les incisives, P_2 cassée. Adulte.
CD-593 : Demi-mandibule droite sans la M_3. Branche montante cassée. Adulte.
CD-594 : Demi-mandibule droite sans les incisives. Adulte.
CD-595 : Demi-mandibule gauche sans les incisives et P_2. Branche montante cassée. Adulte.
CD-596 : Demi-mandibule droite sans les incisives et la M_2. Branche montante cassée. Adulte.
CD-1324: Demi-mandibule droite sans les 2 incisives médianes et la P_1 cassée. Branche montante cassée. Adulte.

Fragments.

C-1844 : Porte M_1 et P_4. Côté droit. Adulte.
C-1845 : Porte M_1, M_2 et M_3. Côté gauche. Adulte.
C-1855 : Porte P_1, P_2, P_3 et P_4. Côté gauche. Adulte.
CD-597 : Porte la carnassière et la M_2. Côté droit. Adulte.
CD-598 : Porte la P_4, M_1, M_2 et M_3. Côté droit. Adulte.
CD-600 : Porte la carnassière et M_2. Côté gauche. Adulte.
CD-603 : Porte la carnassière, M_2, P_4 et P_3. Côté droit. Adulte.
CD-604 : Porte la canine, P_2 et P_3. Côté droit. Adulte.

J'ai joint à cet ensemble les rares éléments provenant de la couche B, plus tempérée. Ils représentent seulement les restes minimum de deux individus dont l'étude isolée n'apporte rien.

B-34 : Fragment de mandibule qui porte seulement la M_2. Côté droit. Adulte.
B-2948 : Fragment de mandibule, portant les quatre prémolaires inférieures. Côté gauche. Adulte.
B-5150 : M_2 et M_3 droites isolées. Adulte.
B-5584 : Carnassière droite isolée.

2. *Ensemble supérieur de la grotte de l'Escale.*

L'ensemble supérieur correspond à une sédimentation en climat froid contemporain d'une phase glaciaire de la fin du Mindel supérieur.

Ces restes correspondent au moins à ceux de 15 individus.

a. *Dentitions supérieures*

H-932 : Fragment de mâchoire supérieure avec une carnassière incomplète et M^1 droite. Adulte âgé.
H-1113 : Fragment de palais de jeune adulte portant la carnassière, M^1 et M^2.
H-2114 : Fragment de mâchoire supérieure gauche avec la carnassière et M^1. Adulte.

Source : MNHN, Paris

H-7199 : Crâne d'adulte sur lequel manquent les incisivca, P^1 gauche et M^2 droite.
H-7225 : Crâne complet portant la P^3 droite, les carnassières et les tuberculeuses. Adulte.
H-7256 : Palais complet portant la carnassière, M^1 et M^2 gauches et droites. Adulte.
H-7281 : Crâne et mandibule complète : non entièrement dégagés de la brèche; seule une étude de profil est possible.

Dents isolées.

H-1049 : Carnassière supérieure droite et M^1 isolées.
H-3207 : M^1 supérieure droite.

b. *Dentitions inférieures*

H-931. : Demi-mandibule droite à laquelle manquent les incisives, la canine et la P_1. Branche montante cassée. Adulte.
H-936. : Fragment de demi-mandibule gauche qui porte P_3 et P_4. Adulte âgé.
H-2104 : Demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives, la canine, P_1 et M_3. Adulte.
H-2108 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent P_1, P_2 et M_3. Adulte.
H-2109 : Fragment de demi-mandibule droite qui porte la carnassière. Adulte.
H-2115 : Fragment de demi-mandibule gauche qui porte la P_4, la carnassière et la M_3. Adulte.
H-2121 : Fragment de demi-mandibule droite qui porte P_3, P_4 et M_1. Adulte.
H-2312 : Fragment de demi-mandibule gauche qui porte P_2 et P_3. Adulte.
H-2314 : Fragment de mandibule droite, qui porte la carnassière et M_2, sectionné en avant de la carnassière. Adulte.
H-2476 : Fragment de demi-mandibule gauche qui porte P_3 et P_4. Adulte.
H-2477 : Fragment de demi-mandibule gauche qui porte la carnassière, P_4 et P_2. Adulte.
H-2480 : Fragment de demi mandibule gauche cassée en avant de P_3 et en arrière de M_3, qui porte P_3 et P_4, M_1 et M_2. Adulte.
H-2482 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent les incisives P_1, P_2, P_3, P_4 et M_3, branche montante cassée. Adulte.
H-2483 : Fragment de demi-mandibule gauche qui porte la carnassière seule. Adulte très âgé.
H-3152 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent les incisives, P_2 (alvéole oblitéré), et les 2 tuberculeuses. Adulte âgé.
H-3160 : Fragment de demi-mandibule droite qui porte P_3 et P_3. Adulte.
H-3428 : Demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives, la canine, P_1 et P_2. Adulte âgé.
H-3401 : Carnassière inférieure droite isolée qui mesure 22,9 mm de longueur et 8,9 mm de largeur.
H-7217 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent les incisives, P_1, P_2, M_2, M_3. Branche montante cassée. Adulte.
H-7218 : Demi-mandibnle droite à laquelle manque la M_3. Branche montante cassée. Adulte.
H-7219 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent P_4, M_1 et M_2. Branche montante cassée. Branche horizontale sectionnée en avant de P_3. Adulte.
H-7220 : Demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives et M_3. Branche montante cassée. Adulte.
H-7221 : Demi-mandibule gauche à laquelle manque P_1, branche montante cassée. Adulte âgé.
H-7222 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent les incisives et la M_3. Adulte.
H-7224 : Fragment de mandibule qui porte les 3 molaires.
H-7225 : Demi-mandibule ganche à laquelle manquent les incisives, la canine, P_1, P_2 et P_3. Adulte.
H-7226 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent 2 incisives, P_1, P_2 et P_3. Adulte âgé.
H-7227 : Demi-mandibule droite à laquelle manquent les incisives, la canine, P_1 et M_3. Adulte.
H-7237 : Demi-mandibule gauche à laquelle manquent 2 incisives, P_1, P_2, P_3 et M_3. Adnlte.
H-7239 : Demi-mandibule gauche complète. Adulte âgé.

Aucun reste de *Canis* ne provient des couches F-G. A cette constatation, deux explications : le *Canis* a proliféré dans les niveaux froids (couches C-D-E et couche H), il est absent dans F-G, niveaux dont la sédimentation s'est effectuée pendant un interstade du Mindel sous un climat tempéré, caractérisé par l'apparition du Sanglier, des Cerfs et de la Tortue. De ceci, on peut donner une première raison d'ordre climatique : les *Canis* de la grotte de l'Eecale préféraient vivre dans des zones à climat rigoureux. Une deuxième raison vient ensuite à l'esprit ; c'est dans le niveau G que la présence humaine est la plus nette; les restes de foyers sont très épais, celà indique que les hommes préhistoriques ont allumé durant longtemps des brasiers près du lac souterrain où ils venaient sans doute s'approvisionner en eau douce; les *Canis*, animaux très sauvages, aux mœurs probablement comparables à celles des Loups actuels devaient fuir la proximité de tout habitat humain. Celà, je pense, suffit à expliquer leur absence dans les couches F-G.

B. Distinction et critères spécifiques propres aux loups actuels et aux chiens actuels

Il m'apparaît indispensable de rappeler ici quels sont les critères spécifiques des Chiens actuels (*Canis familiaris*) d'une part et des Loups actuels (*Canis lupus*) d'autre part.

Le principal critère reste celui de Gaudry et Boule (1906 in M. Boule, les grottes de Grimaldi) relatif à la longueur des carnassières qui est égale ou supérieure à celle des tuberculeuses chez les Loups actuels et fossiles, alors que chez les Chiens cette longueur est inférieure ou tout au plus égale à la longueur des deux tuberculeuses réunies. Ceci est en relation directe avec le degré de férocité de l'animal d'autant plus accentué

Source : MNHN, Paris

que ses carnassières sont plus développées et tranchantes et ses tuberculeuses réduites [1]. A ceci s'ajoutent d'autres caractères différentiels qui, bien que n'étant pas absolus, sont à prendre en considération :

La longueur de la carnassière supérieure selon Miller (1912) mesure chez les loups entre 25 et 27 millimètres de longueur et les tuberculeuses qui lui font suite portent un cingulum très étroit et discontinu sur leur face externe; chez les Chiens, le cingulum est large et borde toute la face externe des dents.

Sur les éléments de comparaison qui sont à ma disposition, j'ai pu constater que la carnassière supérieure du Loup porte *toujours* un talon atrophié alors que chez les Chiens, il est généralement plus développé et n'atteint que très rarement le degré de réduction du Loup (par exemple, crâne G. 1938-4, de Chien des oasis, collection de l'Institut de Paléontologie humaine).

A la carnassière inférieure, le talonide porte un hypoconide qui domine nettement l'endoconide chez le Loup alors que chez le Chien ce talonide porte deux cuspides subégales.

Sur deux mandibules de taille comparable, la M_2 du Loup est sensiblement plus gonflée antérieurement que chez le Chien et la M_3 est plus développée chez le Chien que chez le Loup.

Enfin, j'ai essayé de chiffrer le fait observé par Miller selon lequel le museau est moins robuste et plus allongé chez le Loup que chez le Chien; en effectuant le rapport : longueur du palais/largeur minimum du palais prise entre les canines, j'obtiens 33,35 et 35 respectivement pour un Chien danois, un Saint Bernard et un Sloughi; au contraire il est de 43 pour deux crânes de Loups actuels. Ces mesures sont simplement données à titre indicatif car elles ne sont pas assez nombreuses pour permettre de voir s'il y a ou non une zone de recouvrement.

Ces différents caractères, sauf le dernier, découlent avant tout du fait que le Loup est plus carnivore que le Chien.

C. Caractères généraux des crânes et des dents (fig. 5, 6, 7)

Le matériel paléontologique se rapporte pour la plupart à de jeunes adultes, les individus âgés sont rares; je n'ai trouvé aucun élément de très jeunes *Canis* (dents de lait ou os non épiphysés).

1. *Crânes.*

Je dispose de cinq crânes en bon état. Il m'a paru intéressant de les comparer à deux crânes de Chacal (*Canis aureus* L.) qui sont tous deux de taille inférieure, à des crânes de Loups actuels et fossiles qui sont tous de taille supérieure et enfin à des crânes de Chiens domestiques de forte taille.

La face supérieure des crânes de l'Escale est en mauvais état, on peut seulement distinguer sur D8 une forte crête sagittale prolongée vers l'arrière comme sur les crânes de Loup.

Sur la face inférieure, une caractéristique saute rapidement aux yeux : c'est l'allongement antéro-postérieur du museau; le rapport longueur du palais/largeur du palais prise entre les canines, donne respectivement 48 et 44 pour les crânes des couches BCD et 45, 49 et 51 pour ceux de la couche H. Ces rapports sont beaucoup plus forts que ceux observés sur les Chiens et supérieurs à ceux des Loups actuels; ceci indique, même si l'on tient compte d'un facteur d'erreur dû à la déformation au cours de la fossilisation, un museau sensiblement plus fin et plus effilé que chez les Loups actuels, et à plus forte raison que chez les Chiens. L'arrière-crâne, bien visible sur D8, montre un trou occipital allongé transversalement et deux grosses bulles tympaniques situées obliquement par rapport au plan sagittal.

Le palais est la partie la mieux conservée. La partie antérieure située entre les carnassières et les canines converge vers l'avant alors que les bords de la partie postérieure du palais convergent vers l'arrière; l'élargissement au niveau des carnassières est beaucoup plus net chez les Loups actuels et est encore plus accentué chez le Chacal.

Chez les Chiens, les bords postérieurs des maxillaires tendent à devenir parallèles.

La taille, l'implantation des dents et l'aspect général du crâne interdisent tout rapprochement avec les Chacals et ceci est confirmé par la morphologie dentaire.

1. Il faut noter cependant que sur un Loup actuel de la collection Regalia (n° 17) la carnassière supérieure mesure 22,5 mm et ses tuberculeuses 23 mm. Il me semble raisonnable de ne pas tenir compte de cette exception mais ce critère n'est probablement pas aussi absolu que M. Boule semble l'admettre.

Source : MNHN, Paris

2. *Dents supérieures.*

Sur les crânes de l'Escale, les incisives portent un fort bourrelet lingual, l'incisive latérale, caniniforme, possède des bords postérieurs coupants et précède une canine à bords tranchants. La P^1 est réduite, la P^2 et la P^3, de taille sensiblement comparable possèdent l'une et l'autre un denticule postérieur, faible chez P^2, net chez P^3. La carnassière supérieure présente un talon plus ou moins individualisé suivant les

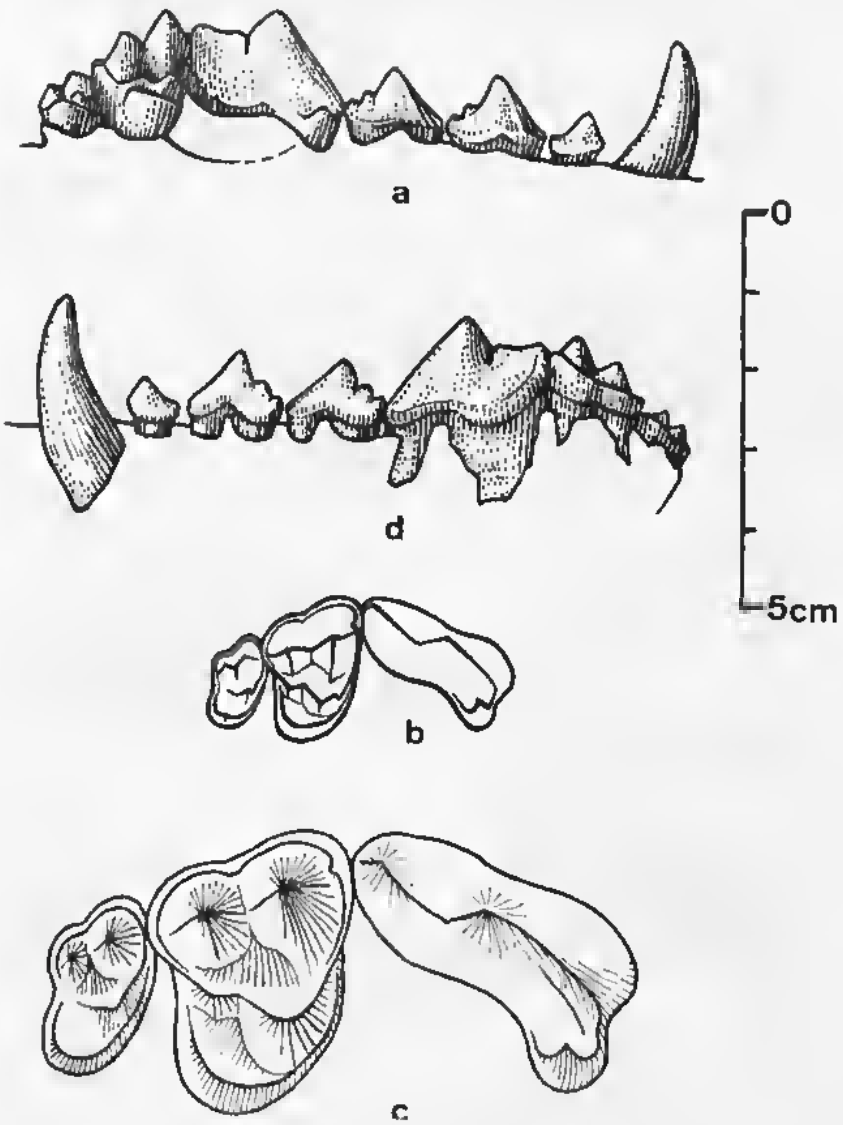


FIG. 5. — *Canis etruscus*, grotte de l'Escale

Maxillaire supérieur droit (CD-6), grotte de l'Escale : *a.* face interne; *b.* carnassière et tuberculeuses vues face occlusale; *c.* les mêmes × 2; *d.* face externe

individus, mais toujours très net et portant le plus souvent un denticule tranchant qui se rapproche de celui de la carnassière du Chacal. Ce caractère important se retrouve sur toutes les dentitions supérieures que j'ai pu étudier. Le tranchant de la carnassière est bien développé, la séparation entre paracône et métacône est nette. Sur les tuberculeuses, un fort cingulum externe est bien visible; celles-ci présentent une forte torsion vers l'arrière, torsion qui n'existe jamais chez le Chacal mais est apparente sur la M^2 du Loup.

Source : MNHN, Paris

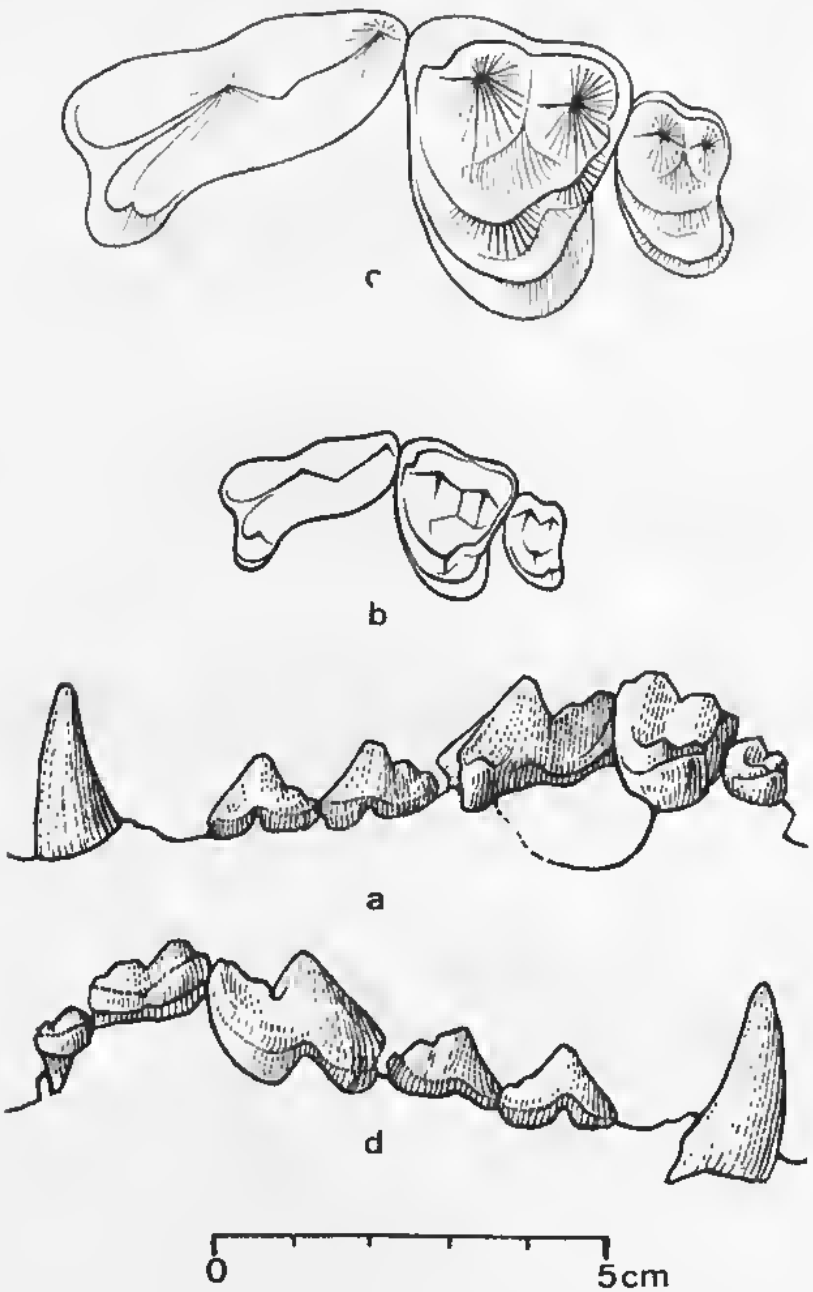


FIG. 6. — *Canis etruscus*, grotte de l'Escale

Maxillaire supérieur gauche avec P^2, P^3, P^4 et M^2 (D-8) : *a*. face interne; *b*. carnassière et tuberculeuses vues face occlusale; *c*. les mêmes × 2; *d*. face externe

Source : MNHN, Paris

3. *Mandibules et dentitions inférieures* (fig. 9).

Le matériel dont je dispose est beaucoup plus abondant.

La branche horizontale est assez arquée vers l'extérieur, l'apophyse angulaire est allongée, recourbée en crochet vers l'intérieur; elle porte sur sa face interne une crête longitudinale très développée; le condyle articulaire est légèrement oblique par rapport à l'axe de la mandibule; le bord interne de la mandibule en arrière de la carnassière est bombé jusque sous le masséter. La branche montante large et aplatie porte une fosse massétérienne très profonde qui va jusque sous la M_3 et parfois même la M_2.

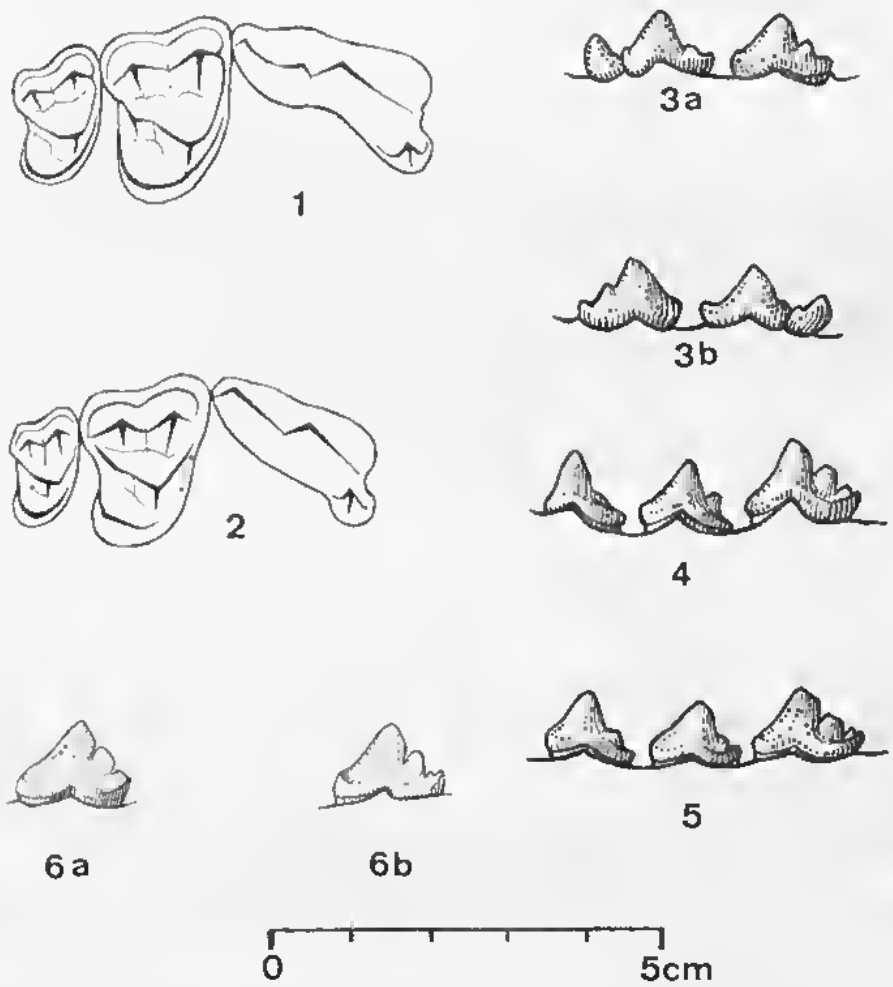


FIG. 7. — *Canis etruscus*, grotte de l'Escale

1. Détail de structure de la carnassière et des tuberculeuses (H-2116), vue occlusale.
2. Détail de la carnassière et des tuberculeuses (H-7236), vue occlusale.
3. Détail de prémolaires antérieures droites (CD-10) : 3*a*. face externe; 3*b*. prémolaires antérieures gauches, même mandibule.
4. Prémolaires antérieures droites (CD-593), face interne.
5. Prémolaires antérieures droites (CD-596), face interne.
6. Détail de la troisième prémolaire inférieure : 8*a*. face interne (H-2479); 8*b*. face interne (H-931).

En vue occlusale, l'implantation des dents présente quelques variantes; soit à peu près rectiligne (H-2108) soit au contraire assez curviligne (H-3428) : ce sont alors P_3, P_4 et la carnassière qui sont rejetées vers l'extérieur. En vue latérale, tous les collets des dents depuis celui de la canine jusqu'à celui de la M_2

Source : MNHN, Paris

sont sensiblement au même niveau comme chez les Loups; chez le Chacal par exemple, les dents médianes sont à un niveau inférieur. Les trous mentonniers sont bien visibles en particulier le premier situé entre P_1 et P_2 ou sous P_2, qui est parfois très développé (H-2108).

La dentition inférieure présente des incisives très serrées les unes contre les autres; la canine est divergente par rapport à l'axe de la mandibule, elle porte une cannelure antérieure nette. La P_1, petite, laisse entrevoir un léger diastème entre elle et la canine. La P_2 et les deux autres prémolaires ont un bord antérieur

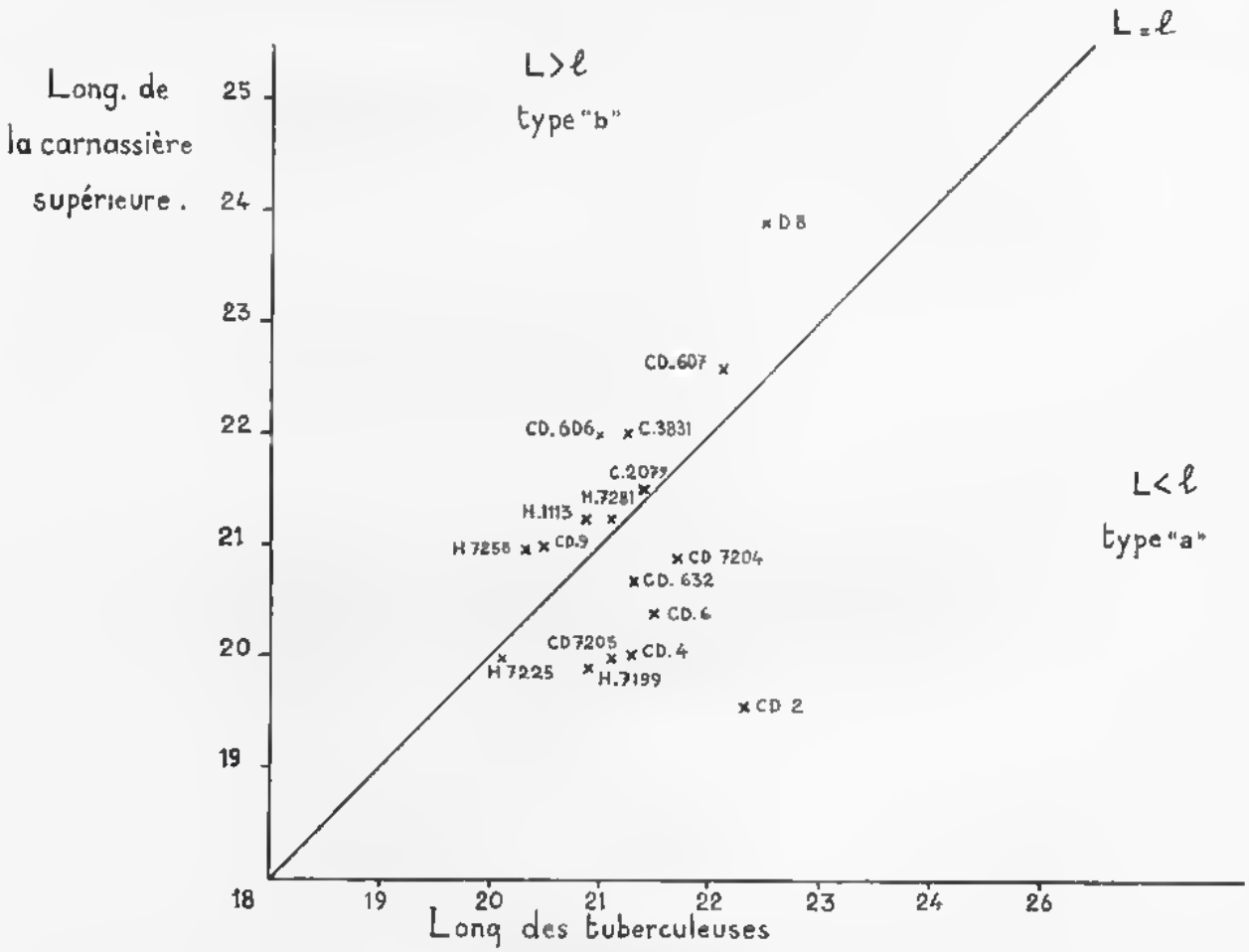


Fig. 8. — Répartition de la longueur des carnassières supérieures de *Canis etruscus* en fonction de celle des tuberculeuses, grotte de l'Escale.

tranchant. Le bord postérieur de la P_3 présente un denticule dont l'importance est très variable : soit très développé (CD-9, CD-593), soit peu visible (CD-596); il arrive à disparaître complètement sur le côté droit de la mandibule CD-10 alors qu'il est légèrement apparent sur le côté gauche. Au contraire sur la P_2, il n'y a pas de lobe postérieur ou un lobe postérieur réduit comme on l'observe chez les Loups actuels et fossiles.

La P_4 est la plus développée des prémolaires avec deux denticules postérieurs importants et fonctionnels; le deuxième fait corps avec un début de talonide qui chevauche la carnassière.

Sur la carnassière, on distingue une partie tranchante antérieure qui se compose d'un protoconide médian plus élevé que le paraconide antérieur et qui porte un métaconide net et bien individualisé. La partie broyeuse est représentée par un talonide bicuspide chez lequel l'hypoconide domine nettement l'endoconide (ceci se retrouve chez les Loups). La M_2 qui lui fait suite porte trois cuspides nettes : deux antérieures (protoconide et métaconide) et une seule en position postero-externe (hypoconide); on peut cependant sur certaines

Source : MNHN, Paris

mandibules distinguer une pointe postero-interne réduite à l'état de cingulum (endoconide); ces détails les rapprochent de la M_2 du Loup actuel et de celle des Chiens domestiques mais les éloignent du Chacal où elle porte quatre pointes nettes.

La M_3 est un simple bourgeon uniradiculé qui porte une seule pointe tranchante à peu près médiane (protoconide).

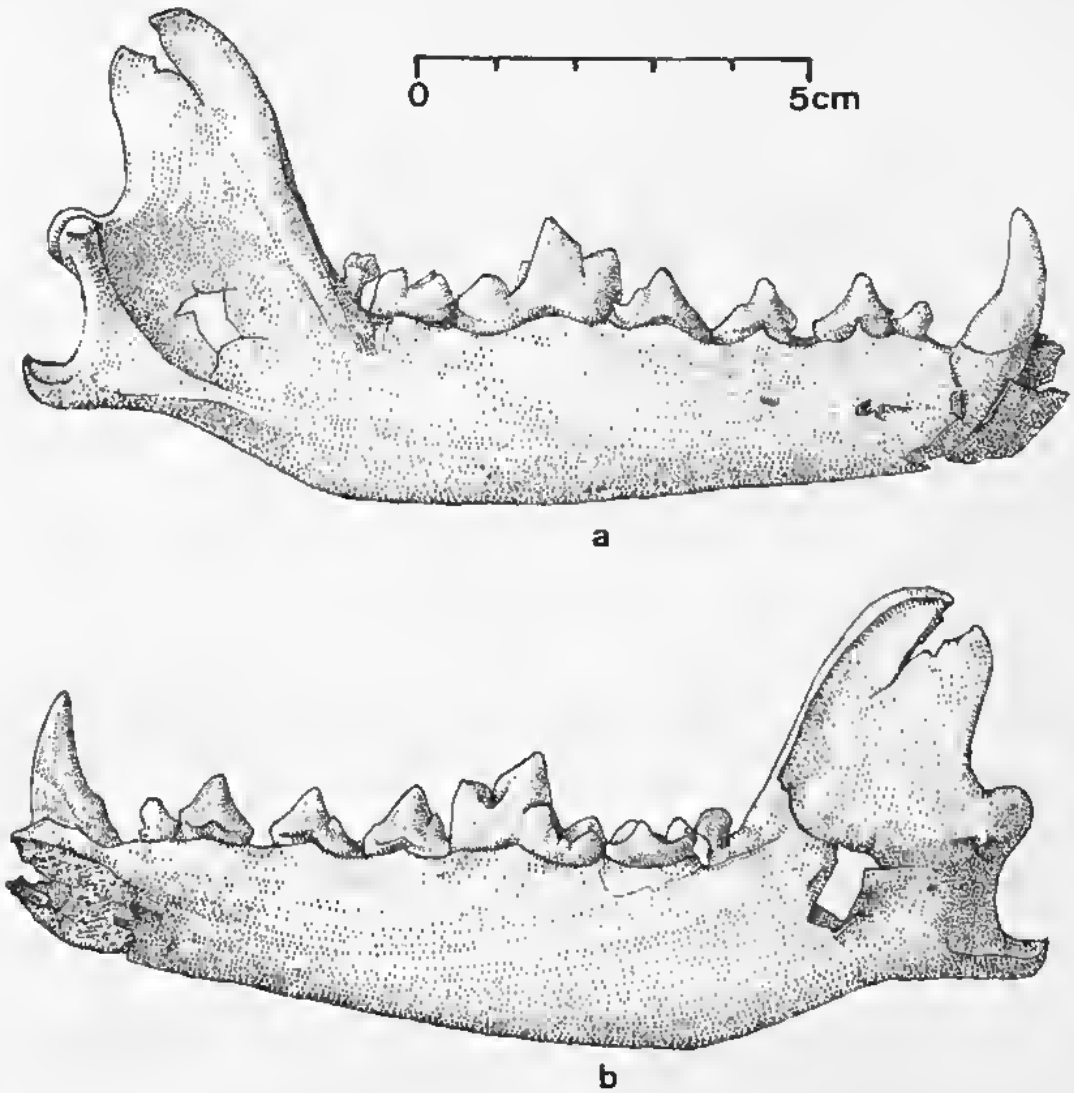


FIG. 9. — *Canis etruscus*, demi-mandibule droite (CD 594), grotte de l'Escale : *a*, face externe; *b*, face interne

Au point de vue morpbologique, l'implantation, la morphologie des dents et la forme générale de la mandibule sont proches de celles du Loup; la taille du crâne ainsi que la présence d'un talon à la carnassière supérieure se rencontrent chez les Chiens. Je n'ai pu relever aucun caractère de Chacal.

4. *Étude métrique et rapports dentaires de la mâchoire supérieure.*

Corrélativement à l'étude morphologique, j'ai effectué une étude métrique aussi précise que possible (T. 3, 4 et 6).

a. *Dans l'ensemble inférieur*, on peut observer que les variations de la longueur de la carnassière supérieure se situent entre 19,6 et 23,9 mm; celles de l'indice A (longueur de la carnassière supérieure/ longueur des deux tuberculeuses) permettent de séparer les mâchoires supérieures en deux groupes : le

Source : MNHN, Paris

premier comprend les individus dont l'indice est inférieur à 100 (comme les Chiens = type *a*), ce sont CD-6 (94), CD-4 (94), CD-2 (87), CD-7204 (96), CD-632 (97), CD-7205 (94). Le second groupe comprend les individus chez lesquels cet indice est supérieur à 100 (comme chez les Loups = type *b*), ce sont C-3831 (102), C-2079 (101), CD-606 (104), CD-607 (102), CD-9 (102), D-8 (105). Or, on distingue assez rapidement que chez les animaux possédant un indice de type *a*, le talon est plus dégagé et plus net que chez les *Canis* possédant un indice de type *b*, chez lesquels ce talon est moins bien individualisé sans atteindre cependant le degré de réduction visible sur les carnassières supérieures de Loup. Il semble donc qu'un caractère morphologique variable (plus ou moins grand développement du talon de la carnassière supérieure) soit lié à un rapport métrique.

TABLEAU 3. — *Crânes de* Canis etruscus *des couches CD et D (grotte de l'Escale)*

Mesures	CD-6	CD-4	D-8
Longueur totale	182,3	–	205,9
Longueur du palais	93,5	–	100 env.
Écartement minimum entre les canines	19,0	–	22,5
Écartement minimum entre les carnassières	29,7	–	35,7
Écartement minimum entre les M^2	24,5	–	29,2
Longueur de la rangée dentaire	98,6	–	104,5
Longueur des prémolaires	52,7	–	59,7
Longueur des molaires	21,5	20,8	22,8
Longueur $P^1 - M^2$	70,0	–	75,0
P^3 Longueur	13,2	–	15,5
Largeur	4,8	–	6,3
P^4 Longueur	20,4	20,0	23,9
Largeur	10,5	10 env.	11,9
M^1 Longueur	14.5	14,5	15,0
Largeur	17,8	20,0	17,5
M^2 Longueur	7,0	6,8	7,5
Largeur	11,8	12,2	11,5
$A = \frac{\text{Longueur carnassière}}{\text{Longueur tuberculeuses}}$	94	94	105

Sur le crâne D-8 où l'indice est le plus fort, la carnassière présente un allongement exagéré, surtout de la partie postérieure de la dent. Il faut noter en outre, que sur ce crâne, le plus grand de tous les crânes de *Canis* de l'Escale, qui possède une carnassière très forte, le rapport longueur du palais/largeur entre les canines est égal à 44 et tout à fait comparable à celui d'un Loup (c'est le plus faible indice relevé à l'Escale).

Les dix tuberculeuses supérieures (M^1) présentes sur les dentitions de type « *a* », possèdent un métacône et un paracône entourés sur leur face extérieure par un fort cingulum, un hypocône très développé et très fortement rejeté vers l'arrière (comme chez les Loups) ce qui donne à la dent un aspect tordu tout à fait caractéristique; sur les dentitions de type « *b* », la disposition est presque identique; peut-être peut-on seulement discerner sur le crâne D-8 que le cingulum externe de la M^1 n'est sans doute pas continu et il ne semble pas que l'usure en soit responsable. La même disposition existe sur la M^2 : fort cingulum externe, protocône bas, hypocône tranchant et développé rejeté vers l'arrière et situé sur l'angle postero-interne de la dent (type « *a* »); sur les M^2 de type « *b* », l'aspect de la dent est plus triangulaire et paraît dans certains cas (CD-607) et (CD-2079) se rapprocher de ce que l'on observe sur les Loups : l'hypocône est alors très net, il entoure le protocône et sans lui être concentrique comme chez les Loups, il est nettement déplacé vers l'angle antero-interne de la dent. Par contre, sur C-3821 et le crâne D-8, la M^2 est de type « *a* ».

Sur les prémolaires de type « *a* » et celles de type « *b* », on peut voir que le tranchant antérieur de la dent, matérialisé par l'arête antérieure, n'est pas dans l'axe de la dent mais rejeté du côté interne; l'aspect est cependant plus massif sur le type « *b* » que sur le type « *a* ». La canine est beaucoup plus large et donc plus puissante sur le crâne D-8 (11,9 mm) que sur CD-6 (9,8 mm).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — *Dents supérieures de* Canis etruscus *de l'ensemble inférieur* de la grotte de l'Escale*

Couche	P^3		P^4		M^1		M^2		$A = \frac{\text{Longueur de la carnassière}}{\text{Longueur des 2 tuberculeuse}}$
	Longueur	Largeur	Longueur	Largeur	Longueur	Largeur	Longueur	Largeur	
Couche C									
C-2079	–	–	21,5	10,8	14,4	17,5	7,0	12,2	101
C-3600	–	–	–	–	13,0	17,5	7,0	11,4	–
C-3831	–	–	22,0	10,4	14,0	17,5	7,5	11,8	102
Couche CD									
CD-2	–	–	19,6	10,4	14,3	18,6	8,0	12,2	87
CD-9	13,8	5,2	21,0	9,9	13,7	17,8	6,8	10,9	102
CD-602	13,8	5,4	21,8	11,9	–	–	–	–	–
CD-605	–	–	–	–	13,9	16,2	7,7	10,8	–
CD-606	–	–	22,0	11,4	13,5	17,8	7,5	12,0	104
CD-607	14,8	5,5	22,6	11,5	14,5	18,0	7,6	11,3	102
CD-608	–	–	–	–	13,0	16,2	–	–	–
CD-609	–	–	20,1	10,0	14,1	17,0	–	–	–
CD-632	–	–	20,7	10,5	13,4	18,0	7,9	11,9	97
CD-7204	–	–	20,9	11,5	14,0	16,7	7,7	11,0	96
CD-7205	–	–	20,0	11,8	13,8	16,5	7,4	11,4	94

* Mindel supérieur ancien.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5. — *Mandibules de* Canis etruscus — *de l'ensemble inférieur de la grotte de l'Escale*

MESURES	C-1844	C-1845	C-1855	CD-2	CD-6	CD-9	CD-10	CD-587	CD-588	CD-589	CD-590	CD-591	CD-592	CD-593	CD-594	CD-595	CD-596	CD-597	CD-598	CD-600	CD-603	CD-604	CD-1324	E-2469
Longueur de la rangée dentaire complète	–	–	–	–	99,0	96,5	93,8	–	97,0	90 env.	–	91,4	90,0	96,0	89,5	91,0	–	–	–	–	–	–	–	98,3
Longueur totale de la mandibule	–	–	–	–	137,0	139,7	–	140 env.	137 env.	130 env.	145,0	160 env.	–	–	133 env.	134,0	–	–	–	–	–	–	–	141,3
Hauteur des canines au-dessus du collet	–	–	–	21,0	17,5	19,5	18,0	–	17,7	–	–	–	16,8	18,0	17,5	17,5	–	–	–	–	–	–	18,0	16,9
Écartement transversal minima de la mandibule au niveau des canines	–	–	–	–	10,5	10,5	11,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Écartement au niveau des carnassières	–	–	–	–	26,9	25,8	29,5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hauteur totale de la branche montante de la mandibule	–	–	–	–	49,5	–	–	57,7	58,5	49,5	54,1	–	48,5	–	50,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	–	–	–	24,3	22,0	23,0	24,0	23,2	23,2	22,9	22,6	24,0	22,8	22,0	23,0	22,7	–	–	–	–	–	–	22,0	24,3
Hauteur de la mandibule sous P_1	–	–	–	19,5	12,1	17,0	18,2	20,4	21,5	18 env.	19,1	19,5	17,9	19,0	17,1	17,9	18,5	–	–	–	–	18,7	17,5	16,4
Hauteur de la mandibule sous M_3	–	–	–	24,5	23,5	25,5	25,0	24,8	25,5	24,5	24,7	25,5	24,0	22,3	24,5	22,2	–	–	–	–	–	–	–	23,5
Longueur des prémolaires au collet	–	–	–	44,3	42,5	44,0	45,0	43,0	43 env.	40,8	45,3	44,9	44,0	45,3	42,0	43,8	44,3	–	–	–	–	–	41,0	42,5
Longueur des molaires	–	–	–	39,0	37,8	37,8	38,0	37,2	40 env.	36,0	38,6	36,8	37,0	38,7	36,8	35,5	–	–	36,8	–	–	–	37,0	38,4
Longueur de la carnassière	22,7	22,5	–	22,3	23,5	23,9	23,3	23,3	24,5	20,8	24,5	22,7	22,0	22,8	22,0	22,8	–	23,0	22,5	21,8	23,3	–	22,5	22,8
Largeur de la carnassière	8,5	9,0	–	9,0	8,3	9,0	9,8	9,4	9,5	8,5	9,0	8,6	9,0	8,5	8,3	9,0	8,3	8,9	9,0	8,5	9,3	–	8,9	8,4
Longueur P_1-M_3	–	–	–	81,2	77,7	80,2	80,4	76,7	80 env.	75,5	82,5	80,4	77,9	82,1	75,3	78,0	–	–	–	–	–	–	78,7	78,1
Longueur de M_3	–	10,8	–	10,8	10,0	10,2	10,0	8,7	10,0	10,4	11,0	10,2	9,5	9,3	10,5	9,5	10,5	9,5	10,0	10 env.	10,8	–	9,9	11,0
Longueur de M_2	–	4,8	–	5,4	4,8	4,6	5,0	–	–	–	–	4,8	–	–	5,4	4,5	–	–	3,2	–	–	–	5,0	4,1
Longueur de P_4	–	–	5,2	5,2	5,5	5,8	5,3	5,5	–	–	–	4,7	5,5	5,1	4,8	5,2	5,5	–	–	–	–	–	4,8	–
Longueur de P_3	–	–	10,8	10,0	11,8	10,9	11,0	11,0	10,5	–	–	10,5	8,9	10,0	9,5	10,2	10,3	–	–	–	12,3	10,4	9,9	11,4
Longueur de P_2	–	–	11,8	12,4	11,5	13,1	12,5	12,0	11,5	11,0	12,3	11,4	–	12,0	12,8	–	11,3	–	–	–	–	12,6	–	12,0
Longueur de P_1	13,4	–	13,3	14,2	13,4	13,6	14,2	14,4	14,8	12,0	–	13,2	13,7	14,0	12,9	13,4	–	–	13,1	–	–	–	12,5	13,7

0 564019 6

Source : MNHN, Paris

Enfin, il semble bien qu'il existe une relation entre le rapport *a* et la taille de la carnassière :

A l'intérieur du type *a*, les indices s'ordonnent comme suit : 87, 94, 94, 94, 96, 97; et correspondent aux longueurs de carnassières suivantes : 19,6, 20,0, 20,0, 20,4, 20,9 et 20,7 mm.

Pour les mâchoires de type *b*, les indices sont : 101, 102, 102, 102, 104, 105 et les carnassières qui leur correspondent mesurent : 21,5, 21,0, 22,0, 22,0, 22,6 et 23,9 mm.

On peut déduire de ceci que les plus fortes carnassières correspondent en gros aux plus forts indices, mais aussi que les carnassières supérieures d'une longueur inférieure à 21 mm présentent toutes un indice de type *a* (inférieur à 100) et corrélativement que celles qui atteignent et dépassent 21 mm ont un indice de type *b*.

b. *Ensemble supérieur.*

En effectuant l'indice A, j'observe la présence de deux crânes de type *a* : H-7199 (95) et H-7225 (99); chez ceux-ci, la longueur de la rangée dentaire est de l'ordre de 93,7 mm et monte jusqu'à 95 mm (tableau 6).

Trois crânes sont de type *b* : H-7256 (101), H-1113 (103) et H-7281 (101); la longueur de la rangée dentaire atteint 103 mm.

Comme sur les crânes des niveaux inférieurs, le museau est effilé et l'indice B atteint 49,45 et 51.

La longueur de la carnassière supérieure varie entre 19,8 mm et 23,3 mm, ce qui est comparable aux chiffres des niveaux inférieurs; elle n'atteint jamais les 25 mm donnés par Miller comme limite inférieure de la carnassière supérieure du Loup.

Comme dans l'ensemble inférieur on peut donc observer deux groupes de mâchoires supérieures correspondant au type *a* et au type *b*.

Par rapport à l'ensemble inférieur, il faut seulement noter l'apparition sur H-7256 d'une M^2 dont la morphologie est comparable à celle du Loup; cet individu présente un indice dentaire de type *b* supérieur à 100.

5. *Étude métrique et rapports dentaires de la mandibule.*

L'homogénéité morphologique des dentitions inférieures est évidente.

a. *Ensemble inférieur* (tableau 5).

On a pu recueillir les mandibules correspondantes au crâne CD-6 de type *a* et à la mâchoire supérieure CD-9 de type *b*.

Les prémolaires dans les deux cas portent un denticule postérieur net; la carnassière ne se distingue pas non plus, elle est un peu plus forte chez CD-9 mais le talonide montre sur les deux éléments un hypoconide un peu plus fort que l'endoconide, mais ce n'est pas plus net sur l'une que sur l'autre. La M_2 possède la même structure et ses deux cuspides antérieures sont également développées : peut-être sur CD-9 la dent est-elle légèrement plus gonflée antérieurement que sur CD-6. De toutes façons, je ne trouve ni sur l'une, ni sur l'autre mandibule, la très forte asymétrie de la M_2 du Loup chez lequel la partie externe domine la partie interne au point de donner à cette dent un aspect tranchant totalement inexistant sur les animaux de l'Escale. Par contre, on peut observer un cingulum antérieur mal individualisé qui n'est pas aussi fort que chez le Loup mais beaucoup plus net que chez le Chien.

La M_3 est comparativement plus développée que chez les Loups car elle est de même taille mais portée par des mandibules beaucoup plus faibles. Enfin, en effectuant l'indice représentant le rapport de la partie tranchante de la carnassière (longueur des deux premier lobes) à la longueur des deux tuberculeuses plus celle du talonide de la carnassière, on obtient 71 pour CD-6 et 66 pour CD-9 et le reste du matériel m'a d'ailleurs fourni tous les intermédiaires possibles entre ces deux chiffres. Comme l'indice le plus fort devrait correspondre aux dents inférieures de type *b* (plus tranchant), il me semble plus raisonnable de ne pas tenir compte de cet indice qui ne reflète rien de caractéristique. Seule, peut-être la longueur P_1-M_3 paraît permettre de distinguer deux groupes : l'un où cette mesure est inférieure à 78,7 mm et descend jusqu'à 75,3 mm, l'autre où cette mesure monte jusqu'à 82,1 mm avec des valeurs toutes supérieures à 80,2 mm. La marge observée (1,5 mm) est si faible qu'il est vraisemblable qu'elle ne subsiste pas si l'on complète cette étude avec le matériel provenant des prochaines fouilles.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6. — *Crânes et dents supérieures de* Canis etruscus *de la couche H (grotte de l'Escale)*

Mesures	H-392	H-1049 (droit)	H-1049 (gauche)	H-1113	H-2114	H-3207	H-7199	H-7225	H-7256	H-7278	H-7281
Longueur totale	–	–	–	–	–	–	193 env.	178 env.	–	–	198
Longueur du palais	–	–	–	–	–	–	93,5	87,5	92 env.	–	–
Écartement minimum entre les canines	–	–	–	–	–	–	18,2	19,2	18,6	–	–
Écartement minimum entre les carnassières	–	–	–	30,0	–	–	29,0	25,0	30,4	–	–
Écartement minimum entre les M_3	–	–	–	25,3	–	–	–	27,2	27,0	–	–
Longueur de la rangée dentaire	–	–	–	–	–	–	93,7	95,0	103,5	–	113,3
Longueur des prémolaires	–	–	–	54,0	–	–	52,5	51,5	56,0	–	60,8
Longueur des molaires	–	–	–	22,0	–	–	21,3	20,2	21,6	–	21,1
Longueur P^1-M^2	–	–	–	–	–	–	70 env.	67,0	72,4	–	77,0
P^3 Longueur	–	–	–	–	–	–	13,2	12,4	–	–	14,0
Largeur	–	–	–	–	–	–	–	5,2	–	–	–
P^4 Longueur	–	19,8	–	21,5	23,3	–	19,9	20,0	21,0	21,3	21,6
Largeur	–	10,0	–	10,3	12,4	–	9,5	10,4	10,1	11,3	10,4
M^1 Longueur	14,3	–	12,2	13,9	14,0	13,3	13,7	13,2	13,3	–	14,3
Largeur	17,2	–	17,7	18,1	19,2	16,5	17,3	16,0	16,5	–	–
M^2 Longueur	–	–	–	6,9	–	–	7,2	7,0	7,3	–	6,8
Largeur	–	–	–	11,8	–	–	11,6	10,6	10,5	–	–
Indice « A »	–	–	–	103	–	–	95	99	101	–	101

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 7. — *Mandibules de* Canis etruscus *de l'ensemble supérieur de la grotte de l'Escale*

MESURES	H-931	H-2104	H-2107	H-2108	H-2109	H-2115	H-2121	H-2314	H-2477	H-2479	H-2480	H-2482	H-3152	H-3401	H-3428	H-7217	H-7218	H-7219	H-7220	H-7221	H-7222	H-7224	H-7225	H-7226	H-7227	H-7237	H-7239
Longueur de la rangée dentaire complète (à partir du collet des incisives)	–	–	–	95 env.	–	–	–	–	–	–	–	94 env.	–	–	–	–	–	–	–	105,2	105 env.	–	–	–	–	96,0	114,0
Longueur totale de la mandibule	–	–	–	135,2	–	–	–	–	–	–	–	133 env.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	142,0	165,0
Hauteur des canines (au-dessus du collet)	–	–	–	18,0	–	–	–	–	–	–	–	17,7	17,6	–	–	19,0	18,2	–	17,9	–	–	–	–	–	–	18,5	18,0
Hauteur totale de la branche montante de la mandibule	–	52,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	64,3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	52,8	59,5
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	22,2	22,4	22,9	23,2	–	26,4	21,0	–	24,0	28,7	24,0	22,3	24,4	–	29,4	–	20,0	25,8	21,0	28,1	24,0	21,0	22,8	27,8	22,8	24,5	28,3
Hauteur de la mandibule sous P_1	–	–	–	16 env.	–	–	–	–	–	–	–	17,7	18,3	–	–	18,8	15,3	–	15,8	20 env.	19,7	–	–	–	–	–	20,0
Hauteur de la mandibule sous M_3	–	22,4	25,3	24,5	–	–	–	–	–	27,5	26,0	23,0	–	–	29,3	–	21,6	28,3	21,0	27,0	24,8	21,0	22,2	24,6	24,5	25,0	25,0
Longueur des prémolaires au collet	44,1	–	–	43,8	–	–	–	–	–	–	–	41,0	42,5	–	47,5	46,0	41,2	47,6	40,5	45,4	44,0	–	42,8	–	–	–	47,8
Longueur des molaires	37,1	40 env.	39,4	39 env.	–	–	–	–	–	40 env.	39 env.	37,6	–	–	38,5	–	34,2	39,7	33,8	37,2	40 env.	35,0	34,5	–	35,0	38,5	40,2
Longueur de la carnassière	22,9	22,7	25,0	24,2	23,5	24,5	23,6	22,1	26,0	24,3	23,0	23,8	23,2	22,9	23,3	24,9	21,7	25,9	21,3	23,1	25 env.	22,1	21,0	24,5	22,4	23,0	25,0
Largeur de la carnassière	8,4	9,2	9,5	8,2	9,7	10,5	9,6	–	9,9	9,4	8,8	8,9	8,9	8,9	8,9	9,0	7,6	9,8	7,8	9,1	–	7,3	9,2	9,7	8,7	8,5	9,6
Longueur P_1-M_3	77,5	–	–	81,5	–	–	–	–	–	–	–	77,5	–	–	84,0	–	73,5	85,2	72,4	81,7	82,8	–	76,5	–	–	–	86,2
Longueur de M_3	10,0	10,8	11,0	11 env.	–	10,5	–	–	–	10,6	10,6	9,0	–	–	10,5	–	9,2	10,0	9,0	10,6	10,5	9,8	9,5	10,5	9,5	10,0	10,8
Longueur de M_2	4,5	–	4,8	5,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,5	3,8	5,0	–	–	4,5	–	–	–	4,6
Longueur de P_4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,2	–	–	–	4,5	–	4,9	–	6,0	–	–	–	–	–	5,1
Longueur de P_3	12 env.	11,0	–	–	–	–	–	–	12,5	–	–	–	–	–	–	–	10,2	12,5	10,4	12,0	11,6	–	–	–	–	–	12,0
Longueur de P_2	12,7	12,5	12,8	12,0	–	–	12,1	–	–	–	12,8	–	–	–	12,5	12,6	11,5	13,8	–	12,7	12,5	–	–	–	–	–	13,0
Longueur de P_4	14,0	13,1	14,5	13,1	–	–	–	–	15,2	14,1	14,9	–	–	–	14,8	13,7	12,9	15,9	13,1	13,3	13,2	–	12,5	–	12,8	13,6	14,7

Source : MNHN, Paris

b. *Ensemble supérieur* (tableau 7).

Si l'on peut faire la même remarque en ce qui concerne l'homogénéité morphologique des dentitions inférieures, on peut effectuer les observations suivantes d'ordre métrique : tout d'abord l'apparition d'individus plus forts dont les carnassières atteignent 26 mm (H-2477) et 25 mm (H-7222, H-7219, H-7239 et H-2107) alors que les couches C, D, E avaient fourni des individus dont la carnassière inférieure atteignait seulement 24,5 mm de longueur maximum; en même temps, on peut constater la disparition des carnassières de petite taille correspondant à la limite inférieure (20,8 mm) observée dans les niveaux inférieurs; dans la couche H, la longueur la plus faible est 22,1 mm (H-2314). Les longueurs de la carnassière se groupent autour de 23,5 mm qui est la valeur moyenne calculée sur 27 carnassières inférieures. Cette valeur moyenne n'était que de 22,8 mm dans les couches C, D, E; il y a donc une augmentation assez nette de la taille moyenne de la carnassière inférieure par rapport à celles de l'ensemble inférieur.

S'il est impossible de scinder les mandibules en deux groupes distincts, il est par contre intéressant de noter une variation morphologique visible sur les prémolaires inférieures et semble-t-il liée à la taille de l'individu.

La plupart des mandibules de petits individus portent des P_3 à un seul denticule postérieur, le deuxième est alors seulement esquissé et mal dégagé du cingulum qui entoure la partie postero-interne de la dent : cela revient à une très nette amorce de talonide visible sur tous les individus des nivesux B, C, D et seulement, sur les petits individus du niveau H. H-7219, de forte taille, présente par contre une P_3 avec deux lobes postérieurs nets, la dent ne présente pas de talonide et l'arrête tranchante de la dent est située sur la ligne médiane; la dent est alors beaucoup plus large à la base et se rapproche plus de l'aspect des prémolaires qui la précèdent : c'est une dent de type tranchant tout à fait comparable à ce qui existe chez les Loups. Sur H-931 et H-2479 on peut voir une morphologie de la P_3 de type intermédiaire. Un fait général peut être retenu : les petites mandibules présentent des prémolaires grêles, les grandes mandibules au contrsire des prémolaires puissantes, toutes proportions gardées s'entend.

D. Le squelette postcrânien

Deux squelettes presque complets (pl. IV) (CD-6 et H-7225) et les quatre membres appartenant à un même animal (CD-7000) sont d'excellentes pièces d'étude (tablesu 8). L'étude ostéologique comparative qui va suivre a été faite avec les éléments actuels de la collection de l'Institut de Paléontologie Humaine et ceux de la collection Regalia; en particulier l'un (G-1919-1), est le squelette complet d'une Louve, et l'autre (coll. Regalia, n° 242) est celui d'un Loup (Tableau 13). Ceci m'a permis d'avoir une idée du dimorphisme sexuel affectant la taille qui est très fort chez les Loups : par exemple, le tibia de la femelle mesure 35,4 mm soit 16 % en moins de la longueur du même os chez le mâle.

L'un des squelettes (CD-6) n'a pas pu être recueilli dans de bonnes conditions et, pour le conserver il est nécessaire de ne pas trop manipuler les ossements, ce qui explique certaines lacunes métriques. Tout comme H-7225, ces deux squelettes correspondent à des crânes de petite taille qui tous deux ont fourni un indice de type *a*.

1. — *Humérus* (tabl. 9, fig. 10).

Comme pour tous les os longs, par rapport au Loup, ce qui frappe est l'extrême gracilité et la petite taille du *Canis* de l'Escale. Cette différence est renforcée sur le plan morphologique par la présence d'une crête deltoïdienne beaucoup plus nette et saillante en forme de palette. Ceci est trés visible sur deux humérus trouvés isolément (H-3018 et H-7215).

L'allure générale des extrémités est comparable au Loup : la tête de l'humérus est allongée, l'extrémité proximale de la diaphyse est comprimée latéralement, l'orifice antepicondylien est arrondi; la poulie distale est asymétrique et élargie transversalement.

Il paraît probable que H-7225 et CD-6 soient des squelettes de femelles puisque tant dans les niveaux CD que H, il y a des éléments à épiphyse plus forte : l'extrémité distale mesure 29,2 mm de largeur chez CD-6 et dans les mêmes niveaux, j'observe 30,3 et 32,4 mm. H-7225 mesure 27,5 mm de largeur à l'extrémité distale et dans le même niveau, certains humérus atteignent 32,9, 33,3 et 35 mm. Cela permet de constater que ces grosses épiphyses appartiennent à des humérus plus longs (159,8 mm [H-3018], 160 mm [H-7215]), de morphologie identique et qui pourraient appartenir à des mâles. A première vue, il apparaît donc un dimorphisme sexuel relatif à la taille.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8. — *Squelettes de* Canis etruscus *en connexion (grotte de l'Escale)*

Mesures	CD-6	CD-7000	CD-7225
Humérus			
Longueur totale	145,5	–	146,9
Largeur de l'extrémité proximale	–	–	34,7
Largeur de l'extrémité distale	29,2	29,2	27,5
Largeur de la diaphyse	10,2	10,9	10,5
Radius			
Longueur totale	148,9	157,4	151,6
Largeur de l'extrémité proximale	15 env.	16,4	15,3
Largeur de l'extrémité distale	21,2	20,9	22,0
Largeur de la diaphyse	10,8	11,9	10,9
Cubitus			
Longueur totale	175,0	182,9	–
Hauteur médiane de l'olécrâne	18,4	–	–
Métacarpiens		(gauches)	
Longueur, MC II	56,4	56,3	–
Longueur, MC III	64,8	63,8	–
Longueur, MC IV	65,8	63,6	–
Longueur, MC V	–	54,1	55,0
Fémur			
Longueur totale	–	174,6	165,8
Largeur de l'extrémité proximale	32,5	36,3	34,2
Largeur de l'extrémité distale	27,9	29,2	29,5
Largeur de la diaphyse	–	11,9	11,0
Tibia			
Longueur totale	162,0	177,7	–
Largeur de l'extrémité proximale	27,5	31,2	30,1
Largeur de l'extrémité distale	20,1	20,5	–
Largeur de la diaphyse	–	11,7	–
Métatarsiens		(droits)	
Longueur, MT II	–	63,0	–
Longueur, MT III	–	71,4	72,5
Longueur, MT IV	–	73,9	–
Longueur, MT V	–	68,2	–
Astragale			
Longueur	26 env.	38,7	–
Calcaneum			
Longueur	39,2	23,4	–
Rotule			
Hauteur	14,5	15,5	–
Omoplate			
Longueur totale	97 env.	–	–
Bassin			
Hauteur totale	115 env.	–	–

Source : MNHN, Paris

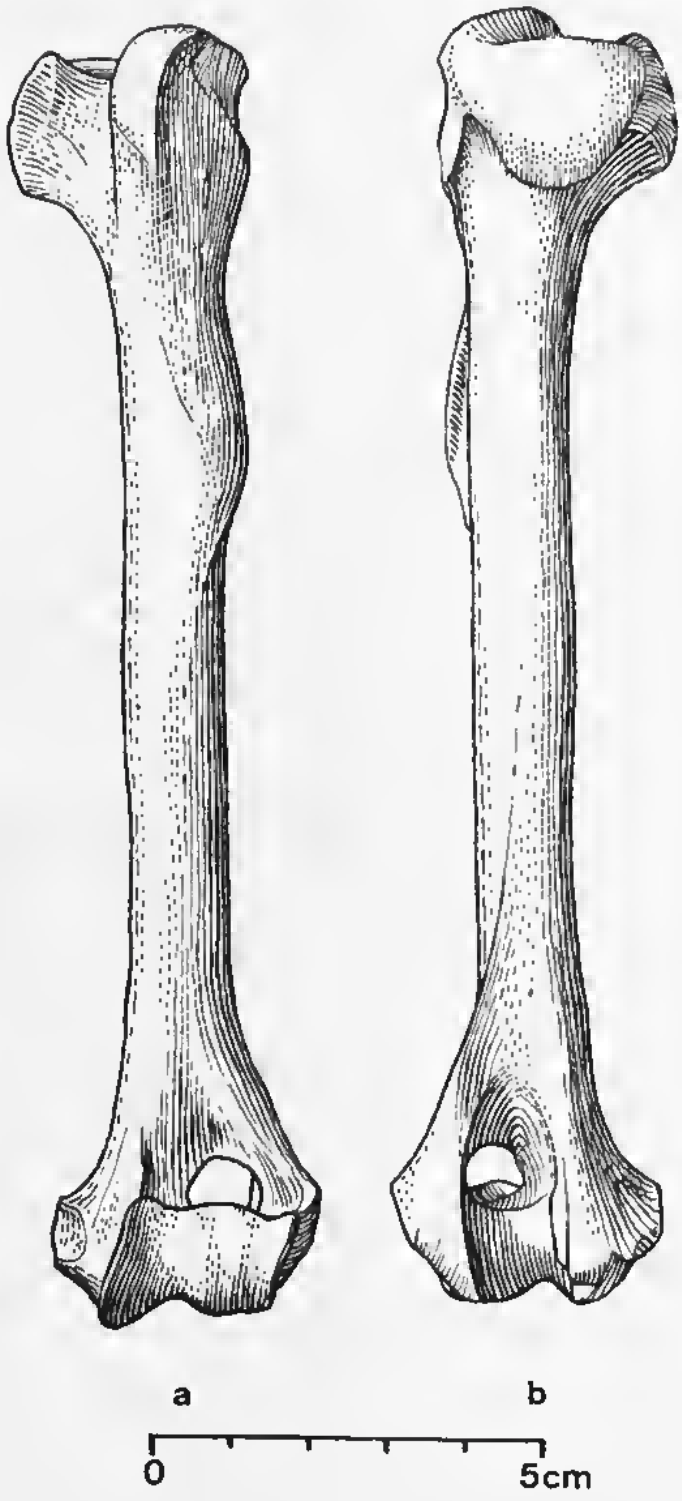


FIG. 10. — Squelette de *Canis etruscus*

Humérus gauche (H-3018), grotte de l'Escale :
a. face supérieure; *b*. face inférieure.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 9. — *Humérus de* Canis etruscus *de la grotte de l'Escale*

Numéros	Longueur totale	Largeur de l'extrémité proximale	Largeur de l'extrémité distale	Largeur de la diaphyse
B 196	–	39,4	–	–
B 492	–	38,2	–	–
B 5798	–	35,0	–	–
C 1833	–	40,2	–	13,2
CD 1231	–	–	30,3	–
CD 1234	–	–	28,8	12,0
CD 1235	–	36,5	–	–
CD 1239	–	–	–	12,2
CD 2417	–	37,0	–	13,2
CD 3441	–	–	32,4	–
D 2691	–	–	28,9	–
E 2769	–	–	28,0	10,5
H 866	–	35,7	–	–
H 994	–	43,7	–	–
H 1064	–	–	–	12,2
H 1244	–	36,1	27,5	–
H 1702	–	–	33,3	–
H 3018	159,8	37,5	32,8	12,0
H 3067	–	–	–	12,4
H 3225	–	40,2	–	–
H 3241	–	–	28,5	–
H 3285	–	36,3	–	–
H 3331	–	–	35,0	–
H 3347	–	35,7	–	–
H 3717	–	–	29,4	–
H 7215	160,0	38,3	31,5	11,3
H 7260	–	37,8	–	9,9
H 7277	–	–	33,5	–

2. — *Radius* (tabl. 10, fig. 11).

C'est un os à diaphyse grêle et rectiligne dont l'extrémité distale est renflée et élargie, comme chez le Loup actuel; l'épiphyse distale est aussi creusée en cupule.

Par rapport au Loup, il existe une différence importante : la face inférieure du radius de Loup actuel est gonflée de telle sorte que la section transversale faite au tiers inférieur de l'os est subcirculaire alors qu'au tiers supérieur la section est allongée, de forme elliptique; elle correspond, à cet endroit, à une diaphyse aplatie transversalement.

Sur le *Canis* de l'Escale, la section est uniformément elliptique et ne varie pas sur toute la longueur de l'os : le tiers inférieur de la diaphyse ne porte aucun gonflement.

Dans les niveaux CD, quatre radius entiers (CD-7000, CD-759, CD-1221 et CD-5628), présentent des longueurs tout à fait comparables, de 154 à 157,4 mm; dans ces mêmes niveaux des épiphyses de radius sont beaucoup plus fortes, et il est probable que les quatre radius complets soient ceux de quatre femelles. Dans le niveau H, H-7225 nous fournit un radius de femelle d'une longueur de 151,6 mm et H-2119, le seul radius complet de cette couche, est très fort (168,9 mm) et provient probablement d'un mâle.

Source : MNHN, Paris

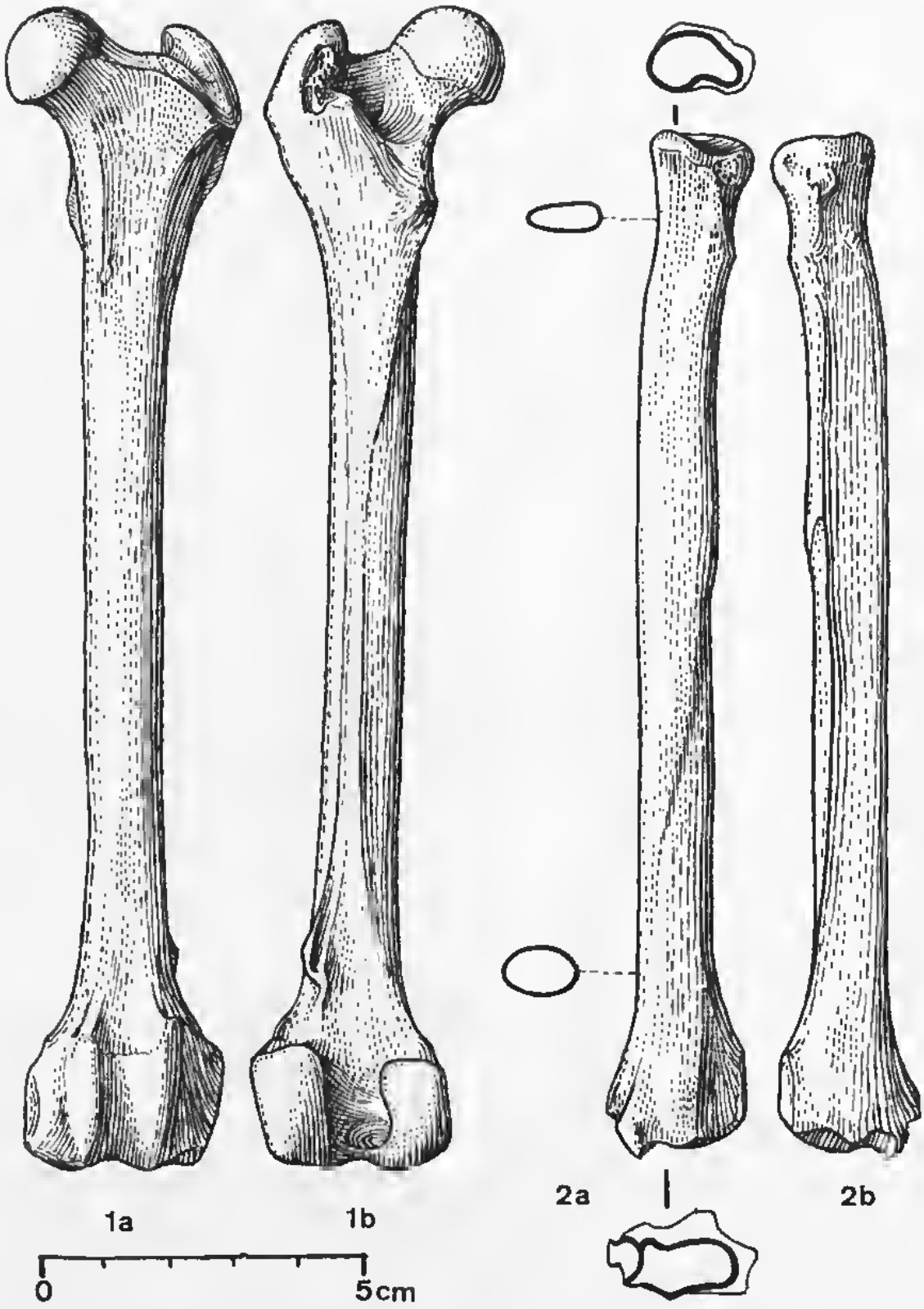


FIG. 11. — Squelette de *Canis etruscus*, grotte de l'Escale

1. Fémur gauche (CD·7000) : 1*a*. face supérieure; 1*b*. face inférieure.
2. Radius gauche (CD·1227) : 2*a*. face supérieure; 2*b*. face inférieure.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 10. — *Radius de* Canis etruscus *de la grotte de l'Escale*

Numéroe	Longueur totale	Largeur de l'extrémité proximale	Largeur de l'extrémité distale	Largeur de la diaphyse
B 491	–	–	23,1	12,4
B 3452	–	–	23,6	–
B 3453	–	17,2	–	12,3
B 3455	–	–	22,2	–
C 5437	–	17,0	–	–
CD 721	–	16,5	–	–
CD 759	156	–	21,9	11,3
CD 1227	155	15,5	22,0	11,7
CD 1228	–	–	21,9	12,4
CD 1230	–	–	20,5	10,9
CD 1236	–	–	24,6	13,6
CD 5723	–	–	21,9	–
H 1078	–	–	23,7	–
H 2119	168,9	18,6	24,1	13,6
H 2612	–	–	21,5	–
H 2730	–	–	21,2	11,8
H 2732	–	15,6	–	–
H 3081	–	–	22,8	–
H 3249	–	17,1	–	–
H 3287	–	16,5	–	–
H 3332	–	17,0	–	–
H 3334	–	–	22,0	–
H 3350	–	–	21,0	–
H 3377	–	19,9	–	–
H 3378	–	15,3	–	11,6

3. — *Cubitus* (fig. 12).

Long, courbe et effilé, il porte un olécrâne haut et bien développé. Sur CD-7000, il mesure 182,9 mm. Dans le niveau H un cubitus de petite taille (H-2118) mesure 180 mm (femelle?) alors que H-7270 avec 206 mm de longueur totale paraît plutôt provenir d'un mâle. En général, c'est un os long mal conservé à esuse de sa trop grande fragilité, et seul l'olécrâne résiste à la fossilisation.

Par rapport au cubitus de Loup, il faut noter que les lèvres de la gouttière située à l'angle supérieur de l'olécrâne sont presque symétriques sur le *Canis* fossile, alors que le rebord interne est beaucoup plus bas que l'externe chez le Loup actuel.

4. — *Les carpiens* (fig. 13).

Ils sont tous de taille beaucoup plus faible que chez le Loup et présentent quelques différences morphologiques avec celui-ci.

— les *scapho-lunaires* sont au nombre de huit : quatre dans les niveaux inférieurs (B-5525, CD-726, B-3456 et C-5482) et quatre dans le niveau supérieur (H-3230, H-7011, H-1072 et H-3313). Leur allure générale est comparable, ainsi que la disposition des facettes, à celle que l'on peut observer sur le Loup actuel, mais l'os est beaucoup plus aplati dorsoventralement que chez le Loup actuel; ce dernier caractère se retrouve sur les scapho-lunaires de grands Chiens comme le Sloughi;

— deux *pyramydaux* (B-3457 et H-5073) sont de forme plus rectangulaire que ceux du Loup et du Chien;

— deux *pisiformes* (B-3458 et B-355) sont beaucoup plus grêles que ceux de Sloughi et de Loup.

Source : MNHN, Paris

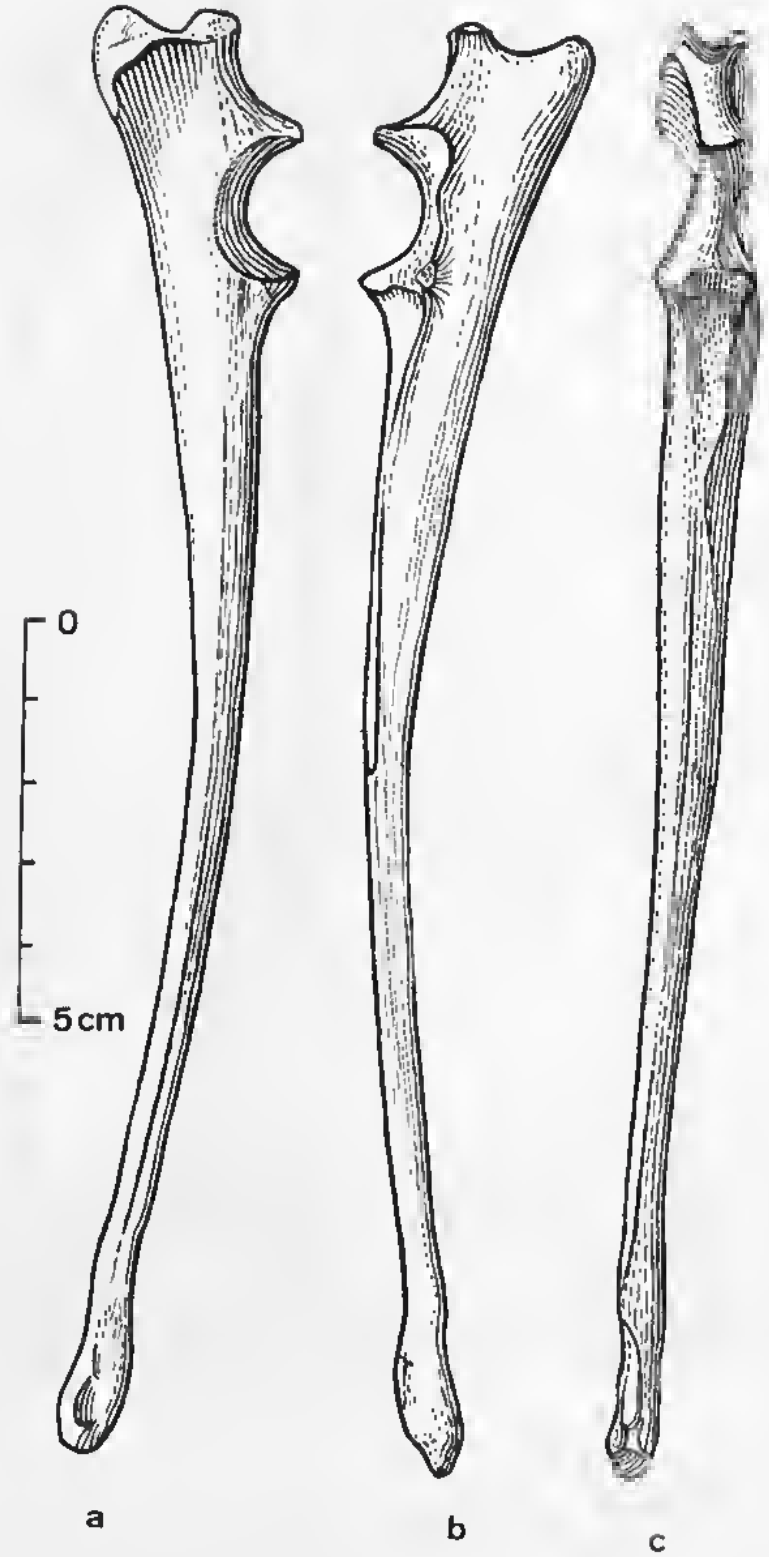


FIG. 12. — Squelette de *Canis etruscus*

Cubitus droit (H-2118), grotte de l'Escale : *a* et *b*. profil droit et profil gauche; *c*. face supérieure.

Source : MNHN, Paris

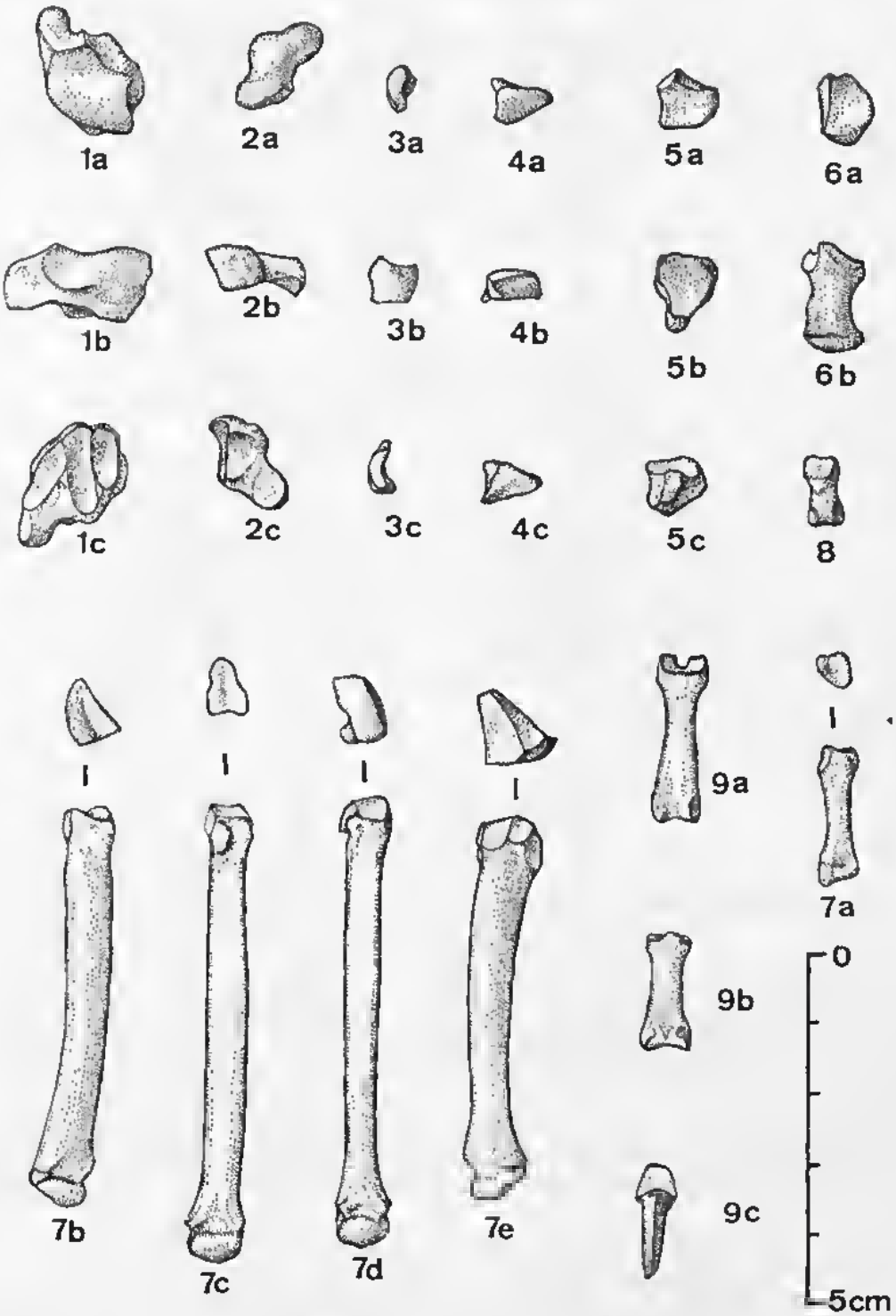


Fig. 13. — Squelette de *Canis etruscus*, grotte de l'Escale

1. Scapholunaire gauche (H-3230) : 1*a*. face supérieure; 1*b*. face antérieure; 1*c*. face inférieure.
2. Pyramidal gauche (CD-7000) : 2*a*. face supérieure; 2*b*. face antérieure; 2*c*. face inférieure.
3. Premier trapézoïde gauche (CD-7136) : 3*a*. face supérieure; 3*b*. face antérieure; 3*c*. face inférieure.
4. Deuxième trapézoïde gauche (CD-736) : 4*a*. face supérieure; 4*b*. face antérieure; 4*c*. face inférieure.
5. Unciforme gauche (CD-736) : 5*a*. face supérieure; 5*b*. face antérieure; 5*c*. face inférieure.
6. Pisiforme gauche (CD-7000) : 6*a*. face supérieure; 6*b*. face antérieure.
7. Métacarpiens gauches (CD-7000) : 7*a*. premier métacarpien; 7*b*. deuxième métacarpien; 7*c*. troisième métacarpien; 7*d*. quatrième métacarpien; 7*e*. cinquième métacarpien.
8. Phalange du pouce gauche (CD-7000).
9. Phalanges du troisième doigt de la patte avant (CD-7000) : 9*a*. première phalange; 9*b*. deuxième phalange; 9*c*. phalange unguéale.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11. — *Fémurs de* Canis etruscus *de la grotte de l'Escale*

Numéros	Longueur totale	Largeur de l'extrémité proximale	Largeur de l'extrémité distale	Largeur de la diaphyse
B 297	–	–	33,0	–
B 296	–	–	32,6	–
B 298	–	37,3	–	–
B 3841	–	–	31,3	–
B 2940	–	–	32,3	–
B 5515	–	–	30,8	–
C 5469	–	36,5	–	–
C 5474	–	37,3	–	–
CD 758	179	–	30	12,6
CD 1216	–	–	27,3	–
E 2768	–	–	29,2	–
H 1697	–	–	29,9	–
H 1699	–	–	32,9	–
H 1701	–	–	28,5	–
H 3096	–	–	30,3	–
H 3237	–	–	29,0	–
H 6991	–	–	32,3	–
H 7002	–	39,0	–	–
H 7214	160,6	33,9	22,3	11 env.
H 7263	–	36,0	–	–
H 7271	178,5	33,4	29,8	12,8

5. — *Fémurs* (fig. 11, tabl. 11).

Il y a cinq fémurs entiers; deux d'entre eux proviennent des niveaux CDE (CD-75B et CD-7000), et mesurent respectivement 179 et 174,5 mm; ils sont de forte taille. Dans le niveau supérieur, H-7271 est de la même taille, par contre H-7225 et H-7214 sont plus petits (160,6 mm et 165,8 mm).

Celà confirme bien que H-7225 est un squelette de femelle, mais introduit un doute pour la détermination de CD-7000.

Au point de vue morphologique, la tête articulaire est, comme chez les Loups, mal individualisée du corps de l'os : le grand trochanter arrive à la même hauteur que la tête du fémur. Le petit trochanter est beaucoup moins bien individualisé que chez le Loup et l'extrémité distale porte une poulie dont les bords convergent vers l'extrémité inférieure de l'os.

6. — Le *tibia* (tshl. 12, fig. 27) est très allongé. La diaphyse est fine; elle est moins renflée et de section plus circulaire que sur le Loup actuel et la crête tibiale est beaucoup plus acérée.

Des niveaux C, D, E, proviennent deux tibias complets (CD-7000 : 177,7 mm de longueur et CD-6 : 162 mm). Le niveau H a livré plusieurs tibias complets : H-1034 mesure 160 mm et se rapporte à une femelle; au contraire, H-7273 et H-7261 avec 180 et 185 mm de longueur pourraient provenir de mâles; H-3429 avec 171,1 mm de longueur, en position intermédiaire, n'est pas sexuellement déterminable. On peut voir sur les Loups actuels, des variations de taille qui sont de l'ordre de 16 % entre mâle et femelle : c'est aussi ce que l'on peut observer sur les tibias de *Canis* de l'Escale.

7. — *Les tarsiens* (pl. 14) :

— les *astragales* proviennent pour la plupart du niveau H (H-1088, H-3080, H-3072, H-1001, H-3302) sauf un (B-2373). La poulie est assez dissymétrique et la facette en relation avec le naviculaire est comme chez les Loups

Source : MNHN, Paris

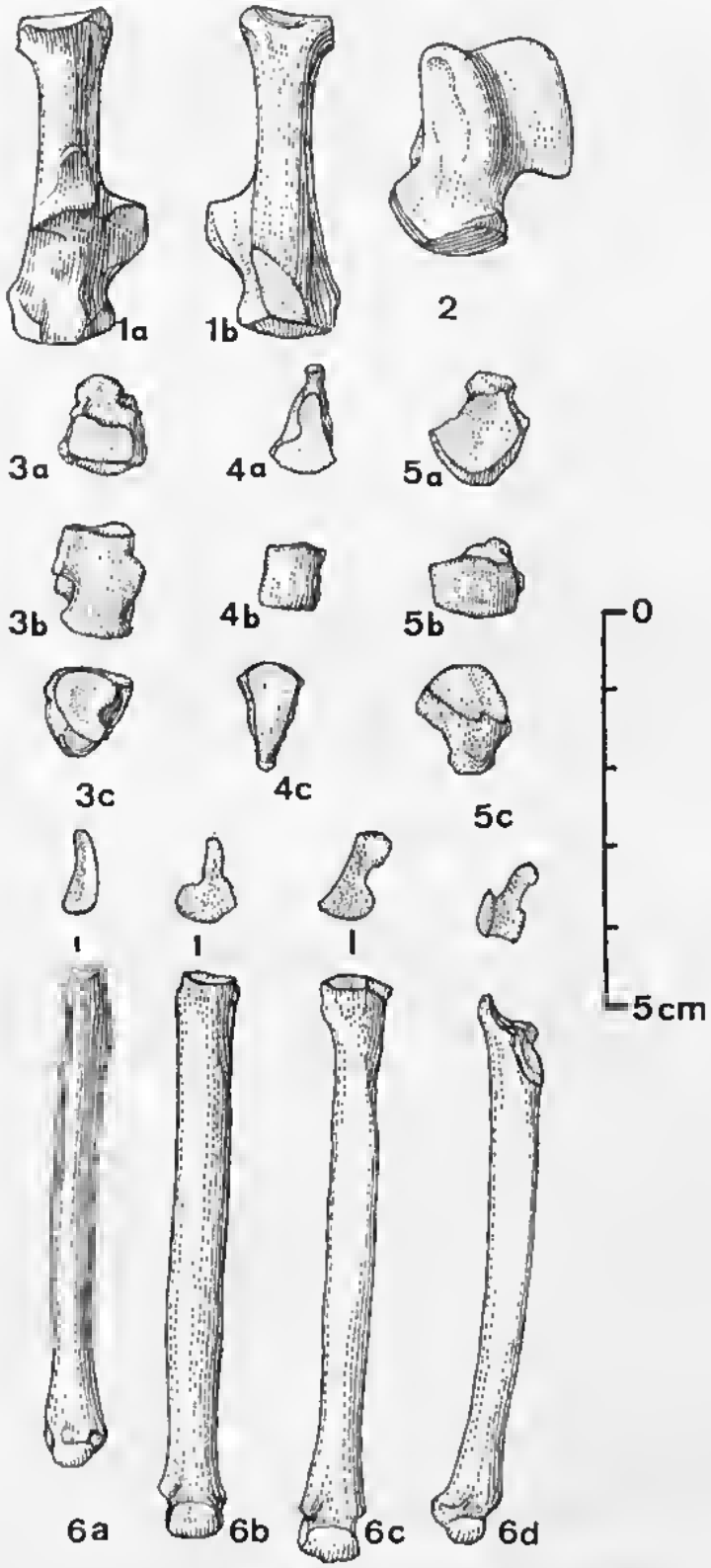


FIG. 14. — Squelette de *Canis etruscus*, grotte de l'Escale

1. Calcaneum droit (H-3084) : 1*a*. face antérieure; 1*b*. face postérieure.
2. Astragale gauche (C-5468) : face antérieure.
3. Cuboïde droit (CD-7000) : 3*a*. face supérieure; 3*b*. face antérieure; 3*c*. face inférieure.
4. Troisième cunéiforme gauche (H-1092) : 4*a*. face supérieure; 4*b*. face antérieure; 4*c*. face inférieure.
5. Naviculaire droit (CD-7000) : 5*a*. face supérieure; 5*b*. face antérieure; 5*c*. face inférieure.
6. Métatarsiens 6*a*. : deuxième métatarsien; 6*b*. troisième métatarsien; 6*c*. quatrième métatarsien; 6*d*. cinquième métatarsien.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12. — *Tibias* de Canis etruscus *de la grotte de l'Escale*

Numéros	Longueur totale	Largeur de l'extrémité proximale	Largeur de l'extrémité distale	Largeur de la diaphyse
CD 625	191	32,1	22,1	11,7
CD 1232	–	–	19,8	–
CD 3466	–	33,0	–	–
E 2770	–	–	20,7	–
H 940	–	–	20,0	–
H 1026	–	30,5	–	–
H 1034	160	29,5	20,3	10,9
H 1037	–	32,3	–	–
H 1038	–	–	20,8	–
H 1698	–	32,9	–	–
H 1707	–	33,3	20,5	10,5
H 3229	–	32,5	–	–
H 3348	–	–	18,8	–
H 3349	–	–	19,3	–
H 3429	171,1	29,1	–	10,5
H 7273	180,0	–	–	12,1
H 7261	185,0	34,5	21,2	10,5

modernes reliée au corps de l'astragale par un col large. Seule différence nette avec le Loup actuel : la poulie astragalienne qui se termine vers le bas sur un replat qui n'existe ni chez le Loup ni chez le Chien;

— les *calcanéums* sont au nombre de six : H-999, H-3084, H-995, H-2593, CD-5723 et CD-653. Ce sont les os qui présentent le moins de différences avec les calcanéums de Loups actuels, taille mise à part; seul un aplatissement transversal un peu plus marqué, comme sur les calcanéums de Chien sloughi, les différencie légèrement;

— quatre *cuboïdes* (H-3314, H-5008, H-3305 et CD-697) dont la face articulaire supérieure en relation avec le calcanéum est plus arrondie que chez le Loup actuel, sont aussi d'aspect plus rectangulaire; les facettes articulaires en relation avec le troisième cunéiforme sont plus développées vers le bas;

— sur les *naviculaires* (H-3319, H-1074 et H-1071) la facette astragalienne paraît plus allongée transversalement et moins creusée que chez le Loup, mais n'atteint pas le développement transversal du naviculaire de Sloughi. La face inférieure qui porte les facettes en relation avec le troisième et le deuxième cunéiforme est de forme presque carrée et les facettes sont parallèles. Le premier cunéiforme s'articule avec une facette postérieure mal individualisée comme chez le Loup; la disposition de ces facettes est différente chez le Chien chez lequel celle en relation avec le troisième cunéiforme est beaucoup plus développée latéralement que celle relative au deuxième cunéiforme; elles sont, chez les Chiens, obliques par rapport au corps de l'os, sauf chez les Chiens kabyles où ceci est moins visible;

— les troisièmes *cunéiformes* (H-1092 et H-3024), très comprimés dans le sens longitudinal, ne présentent pas une partie antérieure aussi gonflée que sur les cunéiformes de Loup. Ce tarsien est plus court que chez le Chien et le Loup actuels.

8. — Trois *rotules* (CD-675, CD-829 et H-3309) sont très allongées longitudinalement; leur face externe est gonflée et la face articulaire inférieure plutôt convexe.

Il faut observer une très grande uniformité de taille des os carpiens et tarsiens et surtout une très grande unité morphologique.

E. Caractères spécifiques des *Canis* de la grotte de l'Escale

Au terme de l'étude ostéologique, il faut souligner que tous les os du squelette des *Canis* de l'Escale présentent une très grande uniformité; ils sont proches de ceux des Loups actuels mais il existe des différences : l'humérus porte une crête deltoïdienne forte, la poulie de la partie supérieure de l'olécrâne est plus

Source : MNHN, Paris

symétrique, la face inférieure du radius est applatie sur toute sa longueur et la crête tibiale est plus marquée. Sur les os carpiens où les moindres différences sont assez caractéristiques, on peut remarquer que le scapholunaire est plus aplati tranversalement, le pyramydal est plus rectangulaire; sur les tarsiens, le calcanéum est plus aplati tranversalement. De façon plus générale, le squelette est plus petit que celui du Loup, l'aspect général est beaucoup moins massif, les carpiens et les tarsiens sont plus effilés et étroits, les insertions musculaires plus faibles.

Il existe un dimorphisme sexuel assez visible sur les os longs; cependant ceux-ci ne sont pas assez nombreux pour fournir les marges métriques recouvertes respectivement par les femelles et les mâles.

TABLEAU 13. — *Squelettes actuels de* Canis lupus *L.*

Os	Louve : Coll. Regalia G. 1919-1	Loup : Coll. Régalia n° 242
Humérus :		
Longueur totale	198,5	–
Largeur de l'extrémité proximale	50,0	–
Largeur de l'extrémité distale	38,5	–
Largeur de la diaphyse	15,0	–
Radius :		
Longueur totale	220,5	225,0
Largeur de l'extrémité proximale	21,1	27,5
Largeur de l'extrémité distale	28,5	38,0
Largeur de la diaphyse	15,7	20,0
Cubitus :		
Longueur totale	230,0	272,0
Fémur :		
Longueur totale	214,2	245,0
Largeur de l'extrémité proximale	44,8	55,6
Largeur de l'extrémité distale	15,8	21,5
Largeur de la diaphyse	38,6	48,9
Tibia :		
Longueur totale	214,6	250,0
Largeur de l'extrémité proximale	42,8	52,0
Largeur de l'extrémité distale	26,0	33,7
Largeur de la diaphyse	13,5	20,8

Parmi les caractères de la dentition certains se retrouvent chez les Chiens actuels.

Ce sont : aux dents supérieures, une carnassière supérieure avec un talon plus ou moins développé, des tuberculeuses à cingulum externe puissant; sur la M^1, le métaconule est toujours développé et la M^2 porte un paracône et un métacône faibles.

Ces quatre caractères sont toujours présents et sont associés dans 50 % des cas où l'on peut effectuer le rapport longueur carnassière supérieure/longueur des tuberculeuses, à un rapport inférieur à 100 (type *a*).

Aux dents inférieures, le protoconide de la M_2 est toujours égal au métaconide; le talonide de la carnassière inférieure porte un hypoconide peu développé mais qui domine l'endoconide. Ce sont des caractères liés à une dentition de type broyeur.

Source : MNHN, Paris

Il faut insister sur le fait que le *Canis* de l'Escale *n'est pas un Chien*, à cause de la forme de son museau qui est très effilé, du développement transversal des tuberculeuses et de la présence d'individus dont la dentition supérieure possède un indice de Loup. En effet, d'autres caractères se retrouvent chez les Loups actuels; ce sont : l'allure générale du palais et l'implantation des dents supérieures (il y a convergence vers l'avant des prémolaires et de même, convergence vers l'arrière des tuberculeuses).

Dans 50 % des cas, le rapport de la longueur de la carnassière supérieure à la longueur des tuberculeuses est supérieur à 100 (type *b*); sur ces individus, il arrive que l'hypocône des tuberculeuses soit plus réduit et situé en position plus interne et le protocône faible : ce sont des caractères liés à une dentition plus tranchante que les précédentes.

Aux dents inférieures, le denticule postérieur des prémolaires est absent ou réduit sur P_2, présent sur P_3 et, sur certains gros individus de la couche H, il est suffisamment développé pour devenir tranchant. Sur la M_2, il y a toujours un cingulum antérieur.

Enfin, certains caractères lui sont propres; ce sont :

— un museau plus effilé que sur les Loups et donc beaucoup plus que chez les Chiens; le rapport de la longueur du palais/largeur entre les canines est le plus fort sur les crânes de types *a*;

— les tuberculeuses supérieures sont développées et plus particulièrement sur les crânes de type *a*: l'hypocône situé à l'angle postero-interne de la dent est développé, le protocône est alors puissant.

— la présence à l'intérieur d'un groupe de morphologie homogène d'individus de type *a* et de type *b* qui correspondent à deux espèces actuelles différentes.

— Aux dents inférieures, les prémolaires sont fortes et puissantes, la protoconide tranchant est toujours précédé sur la P_3 et la P_4 d'un parastyle inexistant chez le Loup, très faible chez le Chien. Les P_3 montrent l'amorce d'un talonide sur tous les sujets à l'exception de quelques gros individus de la couche H.

F. Comparaisons

1. *Rapports avec les Canidés des gisements italiens.*

Les restes de *Canis* sont des éléments rares des faunes contemporaines de la fin du Pliocène ou du début du Quaternaire. Les deux seuls gisements ayant fourni des restes de *Canis* abondants sont situés géographiquement assez proches de Saint-Estève : ce sont le Val d'Arno (fig. 15) et Olivola (Italie du Nord). L'un et l'autre ont livré une très belle faune considérée comme villafranchienne.

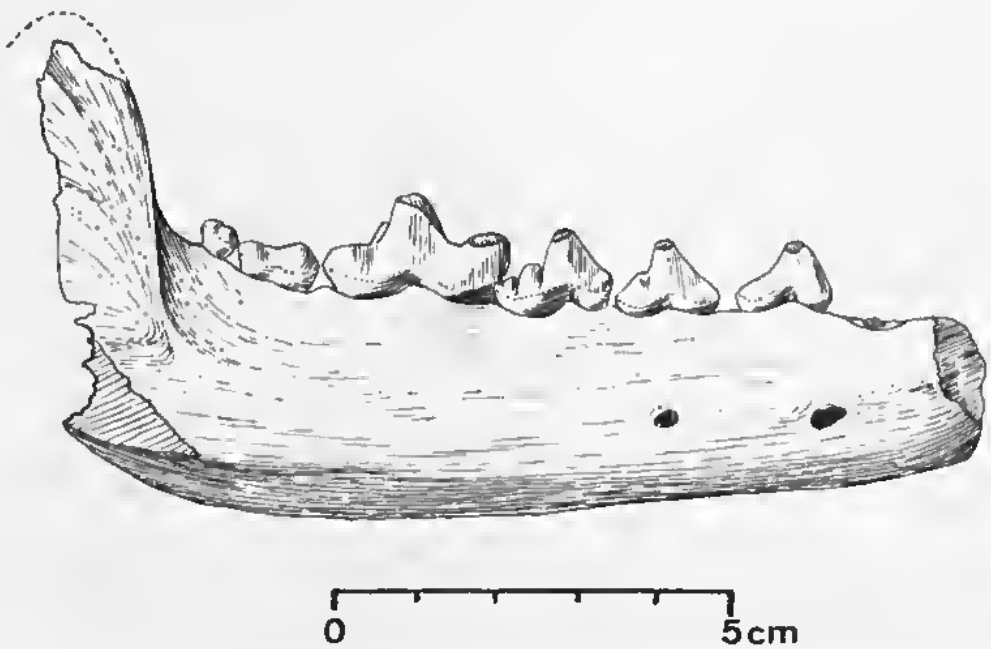


FIG. 15. — Demi-mandibule droite de *Canis etruscus*, Val d'Arno (Va-365), collection du Musée de Bâle

Source : MNHN, Paris

En 1877, Forsyth Msjor décrit très brièvement les restes de Canidés trouvés au Val d'Arno supérieur et dans la vallée d'Era; il souligne entre autre que « parmi les mandibules, il y a deux groupes distincts, l'un est caractérisé par de très fortes dimensions, par des prémolaires plus distantes les unes des autres et par des P_2 et P_3 qui portent un lobe postérieur de la dent. L'autre groupe, en plus petit nombre, est formé d'individus de plus petite taille aux prémolaires espacées. Il y a des formes de transition entre les deux ».

En 1913, Del Campana pulvérise les Canidés du Villafranchien italien en cinq espèces distinctes :

1. *Canis etruscus* s. s. chez lequel le lobe postérieur des deux prémolaires médianes supérieures et inférieures manque et dont la mandibule présente une courbure vers l'extérieur très accentuée;

2. *Canis majori* avec les mêmes caractères morphologiques mais d'une taille plus grande;

3. *Canis olivolanus* plus petit que les deux précédents est caractérisé par l'absence du lobe postérieur de la deuxième prémolaire;

4. *Canis arnensis*, le plus petit de tous dont la mandibule présente des dents bien alignées;

5. Enfin complètement à part : *Canis falconeri* qui reste en dehors de ce travail de comparaison car la morphologie et la longueur de sa carnassière inférieure (28 mm) sont tout à fait comparables à celles du Loup würmien et actuel.

Étant donné l'importance des éléments métriques dans le travail de Del Campana, j'ai joint un tableau récapitulatif (tableau 14) à ce bref résumé. Cette subdivision s'avéra rapidement inutile car dés 1924 Del Campana publiait un *Canis arnensis* du Val d'Arno supérieur dont le crâne et la mandibule présentaient des caractères de *Canis etruscus*.

Par rapport au matériel de la grotte de l'Escale, on remarque immédiatement que l'espèce de l'Escale est tout à fait identique à celle du Val d'Arno et d'Olivola, tant au point de vue métrique qu'au point de vue morphologique; par exemple, grâce aux figures de Del Campana on peut voir que la carnassière supérieure porte un talon bien visible sur *Canis etruscus* (T. XIII, fig.1*b*), *Canis olivolanus* (T.XV, fig. 1*b* et T. XVII, fig. 1*b*), *Canis majori* (T. XIX, fig. 3*a*) et *Canis arnensis* (T. XX, fig, 1*c*).

Du point de vue métrique, les dents supérieures des couches C et CD de l'Escale recouvrent les variations de la longueur de la carnassière supérieure données par Del Campana pour le *Canis arnensis*, le *Canis olivolanus* et le *Canis majori* mais n'atteignent pas la limite supérieure (25 mm) du *Canis etruscus*.

Les dents inférieures, et en particulier la carnassière, englobent intégralement les variations de l'espèce *arnensis*, du *Canis majori* et la partie inférieure seule du *Canis olivolanus*.

Il existe d'ailleurs tous les intermédiaires, alors qu'il semble qu'il y ait un hiatus entre 23 mm (limite supérieure de la carnassière inférieure de *Canis arnensis*) et 24 mm qui se rapporte au *Canis majori*, à l'Escale j'observe 23,3; 23,5; 23,8; 23,9 mm.

En dehors des caractères purement métriques, l'étude de Del Campana est basée principalement sur la présence ou l'absence du denticule postérieur aux prémolaires. Il me semble qu'il ne faut pas attacher d'importance à ce critère car certaines mandibules de la même couche de l'Escale présentent un denticule qui manque à d'autres, et sur la même mandibule du côté droit il existe, alors qu'à gauche il manque (fig. 7, CD-10).

Il est évident qu'il faut rapporter ces quatre espèces (*C. olivolanus, C. etruscus, C. majori, C. arnensis*) à une seule (*C. etruscus*) et qu'il s'agit du même animal à la grotte de l'Escale. Dès 1930 d'ailleurs, J. Piveteau et P. Teilhard de Chardin pensaient que « Del Campana avait démembré le *Canis etruscus* de Forsyth Major en un grand nombre d'espèces où il serait plus naturel de ne voir que des variétés inégalement intéressantes ». Stehlin (1935) confirmait cette manière de voir « M. Del Campana (1913) a cru devoir subdiviser le *Canis etruscus* en quatre espèces ce qui est certainement exagéré. Seul le petit *Canis arnensis* me semble avoir droit à un nom spécifique ».

Le matériel de l'Escale confirme pleinement ces doutes : les deux ensembles inférieur et supérieur couvrent la quasi totalité des mesures de Del Campana à l'exception de la limite supérieure de *Canis olivolanus* et du *Canis etruscus*; je pense que les dentitions de l'Escale étudiées en bloc sans référence stratigraphique, auraient pu fournir les mêmes « espèces » que le matériel d'Olivola et du Val d'Arno réunis : les quatres espèces de Del Campana sont arbitraires, elles sont uniquement le fait d'un tri *après* la fouille et qui ne correspond pas à une réalité biologique.

Elles ont en plus, l'inconvénient majeur de cacher la relation existant entre la taille des individus et leur âge géologique.

Dans le cas des gisements à *Canis* d'Italie l'âge géologique constitue un problème très important. Tant le Val d'Amo qu'Olivola sont considérés comme « villafranchiens », or le Canidé typiquement villafranchien est le Chien

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14. — *Mensurations de Del Campana (1913) relatives aux* Canis *fossiles du Val d'Arno*

Mesures	P3		P4		M1		M2	
	Extrêmes	Moyennes	Extrêmes	Moyennes	Extrêmes	Moyennes	Extrêmes	Moyennes
Dents supérieures								
Canis arnensis	11,7–13,5	12,9	19,5–22,6	20,6	12,6–15,0	13,4	6,8– 7,5	7,1
Canis olivolanus	13,0–14,7	14,1	20,5–22,0	21,3	14,0–16,8	14,9	6,5– 9,0	7,9
Canis etruscus	13,0–14,5	13,7	22,5–25,0	23,7	15,5–15,8	15,4	8,0– 8,5	8,2
Canis majori	– –	–	20,0–21,8	20,9	14,0–15,5	14,8	7,5	7,5
Dents inférieures								
Canis arnensis	10,5–13,0	11,4	12,8–14,6	13,0	20,8–23,0	21,4	9,4-10,8	9,9
Canis olivolanus	12,2–14,0	13,3	14,5–16,4	15,5	22,0–26,8	25,0	10,0–12,0	10,7
Canis etruscus	12,4–13,7	13,1	14,6–16,4	15,3	24,5–27,0	25,5	10,5–12,3	11,2
Canis majori	12,5–13,7	13,0	14,3–16,6	15,2	24	24,0	10,6–11,3	10,9

Source : MNHN, Paris

viverrin (*Nyctereutes megamastoides*) qui est bien reconnaissable à son lobe subangulaire situé au coin postero-inférieur de la mandibule et à sa dentition broyeuse; on ne peut le confondre avec un vrai *Canis*. Dans les deux gisements italiens on trouve en abondance non pas *Nyctereutes* mais *Canis*.

Voyons tout d'abord en détail ce qu'il en est au Val d'Arno; *Canis etruscus* ne fait pas partie des espèces archaïques car il a été recueilli par Forsyth Major dans le Val d'Arno supérieur et une seule pièce provient de la vallée d'Era (F. Major, 1877); actuellement il est à peu près établi que du Val d'Arno supérieur proviennent *Hippopotamus amphibius*, *Elephas antiquus*, *Cervus elaphus* et *Bos primigenius* : rien qui ne soit villafranchien.

Ceci contribue à introduire un doute sur l'âge villafranchien du *Canis etruscus* du Val d'Arno supérieur, d'autant plus qu'il est reconnu que « les récoltes d'ossements fossiles du Val d'Arno supérieur ont été faites souvent dans des éboulis, par des paysans qui n'ont pu s'assurer de la position exacte des couches fossilifères » (P. Bout, 1960). Enfin, l'analyse pollinique révèle la présence d'un climat considérablement refroidi à la partie supérieure du remplissage (G. Merla, 1949)[1].

Mieux datée apparaît la faune d'Olivola; la dernière publication d'Azzarolli, en 1950, sur la faune du Val di Magra, considère que l'ossuaire s'est constitué en un temps très court, et que les couches inférieures (argiles bleues) à *Mastodon arvernensis* sont déjà villafranchiennes ainsi que ce qui les surmonte.

Toute différente était l'opinion de Cocchi (1856, 1866, 1867) qui a révélé le premier la stratigraphie du Val di Magra et y reconnaît deux horizons : l'un inférieur (argiles bleues) et l'autre, supérieur, qui est une formation de brèches intercallées avec des niveaux d'argile que l'auteur considère « in parte postpliocene »([2]). Textuellement (1867) : « Se la inferiore deve considerarsi pliocenica e per la natura delle conchiglie di specie estinte, non che per i resti della fauna mammalogica, non e a dirsi altrettanto dei depositi di ghiaie soprostanti. Gli agenti che trasportarono e accumularono cotali ammassi di ghiaie, si manifestarono molto vero similmente durante il periodo post-pliocenice »[3].

Forsyth Major (1890) paraît avoir une opinion similaire. Il n'en demeure pas moins qu'Olivola a fourni une faune dont la liste générale est comparable avec celle de Saint-Vallier (huit espèces de Carnivores en commun). A côté de cela, le Lynx dit *brevirostris* d'Olivola est rencontré pour la première fois dans un ensemble villafranchien et présente plus d'affinités avec le Lynx de l'Escale et les Lynx quaternaires en général, comme nous le verrons plus loin, qu'avec le *Lynx issiodorensis* villafranchien. Une des espèces de *Felis* rencontrée est *Felis toscana* trouvée aussi à Tegelen : élément là encore tout à fait inhabituel dans du villafranchien typique mais qu'il est normal de trouver dans des faunes épivillafranchiennes (début du Quaternaire moyen).

Ce n'est pas dire pour autant que le *Canis etruscus* des deux gisements italiens, s'il n'est pas vraiment quaternaire ancien, soit contemporain de celui de l'Escale.

Grace aux tableaux de mesures de Del Campana, il est facile de calculer l'indice (longueur de la carnassière supérieure/longueur des deux tuberculeuses) pour *Canis etruscus* d'Ostine I : 90; au Val d'Arno supérieur : 93, 95, 100, 100, 97; à Olivola : 99, 93, 95, 101, 95 et 89. Cela revient à constater qu'un quart (et même moins) seulement des individus sont de type *b* (en comptant parmi ceux-ci les individus ayant un indice égal à 100), et les 3/4 restant appartiennent à des crânes de type *a*. A cette première constatation, une deuxième remarque s'ajoute : les longueurs des carnassières supérieures recouvrent les valeurs que nous observons à l'Escale et il n'y a donc pas augmentation de la taille de cette dent durant le laps de temps qui sépare les dépôts du Val d'Arno de ceux de Saint-Estève; par contre, en Italie, lorsque la carnassière supérieure dépasse 21 mm, elle n'est pas liée à un indice de type *b* contrairement à ce qui se passe à l'Escale : cela revient à constater que la taille des tuberculeuses *n'a pas encore subi de réduction*.

En conclusion, on peut admettre que la population de *Canis* du Val d'Arno et d'Olivola, est très probablement postérieure aux faunes villafranchiennes (Quaternaire ancien) *sensu stricto*, mais elle est antérieure à celle de l'Escale.

En Italie, la plus grande partie de la population présente un indice *a* qui est donc l'indice primitif de l'espèce.

L'indice de type *b* est un indice évolué : il est lié à une augmentation de la taille de l'individu (visible entre les niveaux moyens et supérieurs de l'Escale), à une réduction des tubercules, au développement des

1. Très probablement Mindélien (E. Tongiorgi *in* Lexique Stratigraphique internationa , vol. 1, fasc. 11, 1956, p. 136).

2. Le Pliocène de l'époque couvrant les faunes villafranchiennes cela revenait à admettre que ces niveaux d'argiles bleues étaient au moins d'âge quaternaire moyen.

3. Si l'inférieur doit être considéré comme Pliocène, c'est à cause de la nature des coquilles des espèces éteintes, non par les restes de la faune mammalogique, on peut en dire autant des cailloutis superposés. Les agents qui transportèrent et accumulèrent de tels amas de cailloutis se manifestèrent vraisemblablement de cette façon durant la période post-pliocène.

Source : MNHN, Paris

parties tranchantes de la dentition (en particulier de l'hypocône des tuberculeuses supérieures, de la carnassière et du lobe postérieur tranchant de la P_3); c'est d'ailleurs sur les individus les plus récents, ceux de la couche H de l'Escale, que ces caractères sont les plus nets [1].

2. *Rapports avec les* Canis *des gisements du Quaternaire moyen européen :*

Il faut remarquer que les gisements européens de même âge, ou présentant une association de faune comparable à celle de l'Escale, sont très rares.

Nous avons pu voir que la faune de la grotte de l'Escale présente quelques particularités très caractéristiques; l'absence d'éléments villafranchiens, l'abondance des Carnivores, jointe à une certaine pauvreté en espèces, va de pair avec la très grande rareté des Cervidés. L'association caractéristique de la grotte de l'Escale est composée d'*Hemitragus* (le Thar), de grands Ours de l'espèce *deningeri* et de restes abondants de *Canis*.

Il nous faut aller fort loin pour trouver une faune comparable :

a. *En Autriche*, au gisement d'Hundsheim.

L'âge de ce gisement est encore discuté : après l'avoir situé soit dans le Mindel-Riss, soit dans un interstade mindélien, E. Thenius (1965) pense qu'il doit plutôt être prémindélien.

Publiée en 1915 par W. Freudenberg, la faune d'Hundsheim sert à cet auteur de prétexte pour faire une synthèse (prématurée d'ailleurs) des faunes du Quaternaire moyen; c'est d'ailleurs cet auteur qui introduit les espèces *Canis neschersensis* et *Canis aureus* dans les faunes quaternaires. La révision récente du matériel de Canidés d'Hundsheim par E. Thénius (1954) démontre clairement qu'il n'y a pas de Chacal à Hundsheim.

Au terme de son étude sur les Canidés d'Hundsheim, E. Thenius ramène tous les restes de *Canis* de ce gisement à *Canis lupus mosbachensis*. C'est au sujet de cette appelation trinominale qu'il me semble y avoir malentendu : le *Canis* d'Hundsheim, comme celui de Saint-Estève d'ailleurs, est très probablement l'ancêtre du Loup, en particulier à cause de la similitude de morphologie de son squelette et son arrière crâne, il me paraît cependant excessif de les confondre spécifiquement. E. Thénius compare les *Canis* d'Hundsheim aux Loups de petite taille : *C. lupus pallipes* de Perse, Baluchistan et Inde et *C. lupus hodophylax* du Japon qui sont deux espèces cantonnées dans les régions du Sud de l'Asie, alors que les Loups des zones plus nordiques sont beaucoup plus forts. Ce travail d'anatomie comparée avait d'ailleurs déjà été esquissé par Nehring en 1890 sur les restes de Loups d'Heppenloch, ce qui l'avait d'ailleurs amené à créer *Canis lupus* n. subsp. aff. *pallipes* Sykes 1831. D'après Gaudry et Boule (1892) «Le Loup de l'Inde se rapproche des vrais Chiens par sa dentition... certains auteurs le considèrent comme une espèce différente du Loup d'Europe ».

Si les *Canis* d'Hundsheim, comme ceux de l'Escale, sont bien les ancêtres du Loup, ils n'en ont pas moins des caractères dentaires broyeurs: la présence, par exemple, à la P^4 d'un fort deuterocône [«der Deuterocon ist deutlicbe abgesetzt, wie man es in gleicher Weise bei Schakalen findet »[2]] (Thenius, 1954). Sur les figures publiées par cet auteur apparaît un fort cingulum extérieur sur les tuberculeuses supérieures, les deux fragments de dentition supérieure donnent un rapport (longueur carnassière supérieure/longueur des deux tuberculeuses) inférieur à 100 : l'un 21,1/21,5 et l'autre 21,1/21,2. Le *Canis* d'Hundsheim se caractérise par le fort développement de ses tuberculeuses et l'hypocône de la M^2 qui est très développé et tourné vers l'arrière; il ne semble donc pas qu'il s'agisse d'une sous-espèce archaïque de Loup dont il diffère trop, mais plutôt d'une espèce différente de l'espèce *C. lupus*. D'ailleurs autant que je puisse en juger (il n'y a pas d'os long complet à Hundsheim mais deux extrémités distales de radius, un calcanéum, une phalange et trois métapodes) la taille générale paraît identique à celle des plus petits individus de l'Escale. Ce matériel apparait tout à fait identique aux éléments de l'Escale et l'étude de E. Thenius permet de rendre très valable la synonymie *Canis mosbachensis* Söergel = *Canis etruscus* Forsyth Major, admise par S. Schaub dès 1944 et dans laquelle la priorité va à la dénomination de Forsyth Major 1877 [3].

1. Ceci permet de constater que la population de *Canis* de l'Escale, dont la moitié des individus possède un indice *a* et l'autre moitié un indice *b*, ne prend sa réelle signification que si on la juxtapose dans le temps aux populations d'Italie d'âge plus ancien, chez lesquelles la majorité des individus possèdent un indice *a*, et aux populations de la fin du Quaternaire moyen d'âge plus récent (dont l'étude fait suite à celle-ci) chez lesquelles cet indice n'intéresse qu'une minorité d'individus.

2. « Le deutérocone est bien visible, de la même façon que chez le Chacal ».

3. Cependant cette synonymie ne doit à aucun prix être considérée comme absolue : il faut vérifier avant tout si certains individus déterminés comme *C. mosbachensis* ne sont pas tout simplement de véritables Loups de petite taille.

Source : MNHN, Paris

Les restes de *Canis* de l'Escale comme ceux d'autres gisements quaternaires moyen méritent une individualité spécifique sous le nom donné par Forsyth Major aux Canidés italiens : *Canis etruscus* F. Major, ceci étant pris au sens large de l'auteur et non au sens restreint que leur a attribué plus tard Del Campana.

Il faut reconnaître que la principale difficulté pour les paléontologistes était d'admettre une identité entre l'espèce *Canis etruscus*, décrite comme faisant partie du complexe faunique villafranchien et le *Canis mosbachensis* décrit dans les gisements classiques allemands datés du Quaternaire moyen comme Mosbach ou Süssenborn.

b. *En Hongrie.*

Verteszöllös (Kretzoi et Vertes, 1965), gisement dont la découverte est récente, a fourni aussi des restes de *Canis mosbachensis*, et les auteurs datent cette faune d'un interstade mindélien. Par contre, les autres gîtes à *Canis* de Hongrie comme Gombaszög (Kretzoi, 1941), Püapükfürdö (Kormos, 1911) et Varberg (M. Mottl, 1942), gisements désormais classiquea du Quaternaire moyen, ne sont pas intégrés dans la chronologie alpine de façon sûre.

Il en est de même pour Csarnotà (1-3), Villàny (3) et Villàny (12*a*) par exemple, où les *Canis* dominent.

Il est malheureusement difficile, voire impossible, d'établir un parallèle avec l'Escale. La liste de faune de Gombaszög comporte peu d'espèces communes entre les deux gisements et la présence de *Capreolus* sp., *Cervus elaphus*, *Megaceros Dupuisi*, *Alces latifrons* et *Bison schotensacki* les différencient fondamentalement. Quant aux gisements de Csarnota et de Villany, ils couvrent ce que les paléontologistes bongrois appellent Villanyen et Biharien, c'est-à-dire le Quaternaire ancien (Villafranchien) et le Qusternaire moyen qui lui fait suite, jusqu'au Mindel-Riss.

M. Kretzoi (1941) admet, sans doute pour des raisons d'ordre atratigraphique, deux groupes de *Canis*, l'un composé de *Canis etruscus*, *Canis majori* et *Canis olivolanus* qui forment l'espèce *Canis etruscus*, l'autre composé de *Canis mosbachensis* et de *Canis strandi* forme l'espèce *Canis mosbachensis*. Nous venons de voir que ces deux groupes se confondent.

S'il apparaît alors une certaine unité, il noua eat plua facile de faire la revue des autres gisementa européens où l'on a rencontré quelques éléments rares de *Canis* : le plus souvent des fragments de mandibules incomplètea, ce qui explique la diversité des noms sous lequel on le rencontre dans la littérature.

c. *En France :* peu de giaementa ont livré des restes de *Canis* qui ne soient pas ceux de vrais Loups (Tabl. 15).

— Dans les Pyrénées, il y a les gisements d'Es-Taliens, de Montoussé, de Montsaunès et de Montmaurin. Grâce à l'étude récente des terrains quaternaires de la Bigorre, H. Alimen (1964) date ces qustre gisements soit du Mindel, soit du Mindel-Riss. Les brêches Sud de Montoussé, d'âge Mindel, ont livré des restes de plusieurs individus, en particulier « deux demi-mâcboires supérieures, une carnassière supérieure, une première tuberculeuse et quelques autres restes appartenant à un grand *Canis* » (E. Harlé, 1832). Les brêcbes d'Es-Taliens, datées moins sûrement du Mindel par H. Alimen, ont fourni aussi quelques restes de *Canis* plus petit que le Loup (E. Harlé, 1895). Dans les gisements interglaciaires de Montsaunès et de Montmaurin, les restes de *Canis* sont encore plus rares : à Montmaurin, M. Boule (1902) n'a découvert qu'un fragment de carnassière supérieure droite et à Montsaunès E. Harlé (1892) n'a trouvé que deux esnines, deux prémolaires et une carnassière inféricure; dans ce dernier gisement, ils sont associés à des restes de Macaque.

— En Auvergne, le gisement de Sainzelles étudié par M. Boule (1892, 1893) a livré des restes de *Canis* sp. ramené par Stehlin (1933) au *Canis etruscus;* il semble d'après cet auteur que l'ensemble de la faune de Sainzelles soit légèrement plus récente que les faunes classiques du Pliocène supérieur auvergnat. Reprise récemment, l'étude du Villafranchien du bassin du Puy a permis de distinguer deux niveaux : la faune de Sainzelles appartient au niveau supérieur et contient la première apparition de l'Hippopotame (P. Bout, 1960). Il paraît d'ailleurs probable comme nous le verrons plus loin que ce gisement ait fourni des éléments plus récents que ceux considérés comme villafranchiens *sensu stricto*[1].

L'étude des restes de *Canis* de Ceyssaguet (fig. 16) a été faite par Marcellin Boule qui ne l'a jamais publiée en détail; pour cet auteur, il s'agissait d'un Chien assimilable aux Chiens actuels ayant « tous les caractères qui nous servent dans l'état actuel de nos connaissances à distinguer les Chiens proprement dit de leurs congénères et notamment des Loups » (M. Boule, 1899). L'analyso détaillée de ces restes dont je donne le résumé ci-dessous provient d'un travail manuscrit inédit de M. Boule.

Il s'agit de deux mandibules déposées au Muséum d'Histoire Naturelle dont l'une (mandibule A) porte une dentition complète sauf les incisives et la P_1, l'autre (mandibule B) de plus petite taille ne possède ni la carnassière inférieure ni la dernière tuberculeuse. Dans la collection Vinay, il y a une portion de mandibule droite qui porte les

1. E. Bonifay a repris la fouille de Sainzelles en 1967; le *Canis etruscus* est associé à une faune datant de la fin du Gunz-Mindel et de l'extrême début du Mindel.

Source : MNHN, Paris

trois prémolaires, un fragment de maxillaire gauche avec P^2 et P^3, et une carnassière inférieure très usée qui mesure environ 18 mm sur 11 de largeur : ces trois dernières pièces proviennent très probablement de Ceyssaguet mais ne portent aucune indication d'origine.

Comme les schémas et les mesures le prouvent, ces restes s'intègrent facilement à l'espèce *Canis etruscus*.

Voici les mesures du *Canis* de Ceyssaguet (d'après M. Boule) :

	Mand. A	Mand. B	Coll. Vinay
Longueur de la rangée dentaire	92,5	82	–
Longueur des prémolaires	41	36	–
Longueur de la carnassière	21	–	22,8
Longueur de M_2	9,5	6	9,6
Longueur des deux tuberculeuses	14	–	–

Stehlin et E. Harlé (1909) ont décrit deux mâchoires supérieures de *Canis* sp. provenant du gisement de Cajarc dans le Quercy et qu'ils rapprochaient de *Canis neschersensis;* la faune de Cajarc appartient « à la phase de transition entre le Pliocène et le Quaternaire (Forest-Bed, sables de Saint-Prest, graviers de Solilhac, Durfort) ou au Quaternaire

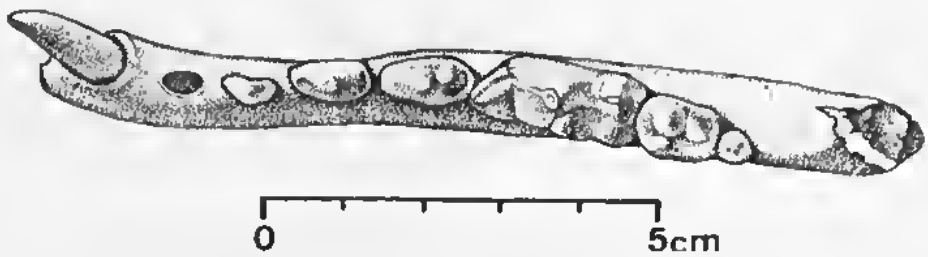


FIG. 16. — *Canis* de Ceyssaguet : demi-mandibule droite d'après un dessin inédit de M. Boule

TABLEAU 15. — Canis *de petite taille de différents gisements français*

Dents	Cajarc (HARLÉ et STEHLIN, 1909)		Montoussé (E. HARLÉ, 1892)	Montsaunès (E. HARLÉ, 1892)	Hangenbieten (WERNERT, 1937)
Mâchoire supérieure					
M^2 Longueur	7,2	7,3	–	–	7,9
Largeur	9,8	10,3	–	–	12,2
M^1 Longueur	12	13,3	–	–	14,1
Largeur	15	15,2	–	–	19,4
$M^1 + M^2$	19,2	20,2	–	–	–
P^4 Longueur	19,8	20	21–21–24	–	22,6
Largeur	8,8	11,4	–	–	8,6
P^3 Longueur	12,8	13,8	–	–	–
P^2 Longueur	11,5	–	–	–	–
Longueur P^3-M^2	48,5	51	–	–	106
Longueur de la canine / Longueur des tuberculeuses	103	90	–	–	102
Mandibule					
Longueur P_4	–	–	–	24 env.	–
Longueur de la carnassière	–	–	–	24 env.	–

Source : MNHN, Paris

inférieur (Montsaunès, Montmaurin) ». Sur les dessins publiés par Harlé et Stehlin, on distingue un talon bien visible à la carnassière supéricure et les deux tuberculeuses développées sont fortement arquées vers l'arrière; sur la M^1, le métacônule est bien développé et l'hypocône est long et tranchant, autant de caractères de *Canis etruscus;* il était d'ailleurs considéré comme tel par S. Schaub (1944).

— Enfin, à Achenheim, en Alsace, P. Wernert (1957) décrit « un fragment maxillaire gauche d'un animal adulte de très petite taille » provenant des sables rouges vosgiens c'est-à-dire des niveaux les plus anciens, probablement mindéliens. Il s'agit selon l'auteur d'un petit Loup dont le « degré de férocité est supérieur à ses congénères actuels et fossiles »; la carnassière supérieure est plus longue que les deux tuberculeuses et son talon interne est très petit.

Tous ces éléments sont effectivement plus petits que les Loups actuels et entrent tout à fait dans les variations observées à l'Escale. Il est aussi intéressant de constater qu'au point de vue statigraphie leur datation est toujours *ante-rissienne* et *post-villafranchienne;* ceci finit par enfermer dans un laps de temps assez bien défini tous les restes de petits *Canis* des gisements français.

d. *en Allemagne*, il semble d'ailleurs qu'il en soit de même; en dehors du gisement d'Erpfinger (U. Lehmann, 1953) qui contient des éléments villafranchiens, tous les grands gisements classiques allemands datés qui ont fourni du *Canis etruscus — mosbachensis* paraissent appartenir à la même période :

— Les graviers supérieurs de Süssenborn datés du Mindel I par H. D. Kahlke (1961) ont fourni un fragment de mandibule sans dent, rapporté par W. Söergel (1928) à *Canis* ex. aff. *mosbachensis.*

— Les sables de Mosbach leur sont un peu postérieurs puisque H. D. Kahlke (1961) les date du début du Mindel II : les restes de *Canis* sont plus abondants. Von Reichenau en 1906 y avait déterminé *Canis neschersensis* Croizet à la vue seulement d'une P^4 isolée. Söergel (1925) disposant de restes plus abondants et faisant aussi l'étude des restes de *Canis* de Jockgrim les groupe sous le nom *Canis mosbachensis;* cet auteur accorde une grande importance évolutive à la longueur du diastème, ce que nie avec raison d'ailleurs M. Mottl (1942).

Quelques années plus tard, Rüger (1928) rapporte à cette même espèce une mandibule de *Canis* provenant de Mauer.

Cette liste reste volontairement incomplète, car il existe d'autres gisements qui ont donné des restes de *Canis etruscus :* Jagsthausen, Karlstadt (M. Mottl, 1941). Deutschaltenburg en Allemagne, le Forest-Bed de Cromer (Newton, 1882, Freudenberg, 1914) en Angleterre, la grotte de Furninha (E. Harlé, 1909) en Espagne. Ces gisements ne comportent pas d'espèces villafranchiennes et leur âge est rapporté vaguement au Quaternaire ancien; (on dirait Quaternaire moyen actuellement) [1].

Cette longue énumération permet cette constatation : l'*expansion du Canis etruscus paraît bien en Europe occidentale être contemporaine de la glaciation de Mindel.*

G. **Origine des *Canis* quaternaires**

1. *Pontien :* Il faut remonter jusqu'au Pontien pour trouver la première citation du genre *Canis* dans les faunes européennes.

Ce genre fait partie, comme l'*Hipparion*, des espèces émigrées d'Amérique (Simpson, 1947); sa survivance s'explique car : « animal éminemment digitigrade et ayant un mode de chasse différent de celui des Félins, il peut résister à leur concurrence malgré sa petite taille » (L. Ginsburg, 1966).

Le *Canis cipio* de Concud (Espagne) d'âge Pontien a été décrit par M. Crusafont Pairo (1950) sur un fragment de maxillaire droit avec P^3, la carnassière et les deux tuberculeuses; sa diagnose se résume ainsi : *Canis* primitif par l'étroitesse marquée de ses prémolaires supérieures, par le développement du métacône de P^3 et de P^4, par le peu de réduction de la M^2 et par l'étranglement central des deux tuberculeuses supérieures, il présente aussi des caractères évolués, comme l'élargissement relatif de la carnassière et la réduction de la largeur de M^1.

Par rapport au *Canis lupus*, il est beaucoup plus petit et présente pas mal de différences morphologiques. Par contre, avec le *Canis etruscus* de Saint-Estève on peut relever certains traits communs : la présence d'un talon déve-

1. Plus tardifs, peut-être, les restes de Canidés d'Heppenloch sont datés du Mindel-Riss par K. D. Adam (1959); celui-ci les rapporte à *Canis lupus* subsp. inc. mais les valeurs métriques relatives aux dents supérieures des *Canis* d'Heppenloch permettent de constater une identité d'indice avec le type *a* de l'Escale, ce qui m'incite à ne pas accepter cette détermination comme absolument certaine.

Source : MNHN, Paris

loppé, d'un métacône large et d'un cingulum à la carnassière supérieure; sur la M^1, le paracône domine le métacône, les deux tubercules présentent un étranglement médian et la M^2 est bien développée. Les mesures sont très voisines et l'indice (longueur de la carnassière/longueur des deux tubercules) du *Canis cipio* est de 97. Comme sur le *Canis etruscus*, on constate une particulière étroitesse des prémolaires : la P^3 du crâne CD-6 de l'Escale mesure aussi 4,8 mm; la largeur de la M^2 par contre est supérieure de 0,3 mm au maximum observé sur les *Canis* de l'Escale : 12,2 mm (C-2079 de type « *b* » et CD-2 de type « *a* »).

Cela reste à mon avis le caractère le plus important pour distinguer les deux espèces [1].
Enfin l'auteur insiste sur le fait que *Canis cipio* est l'ancêtre du Loup actuel.

2. *Au Pliocène inférieur*, Depéret (1890) décrit *Vulpes donnezani* dans la faune du gisement de la Serrat d'En Vacquer en Roussillon.

Il ne serait pas question de cet animal ici, si Steblin (1933) n'avait affirmé qu'il s'agissait en réalité d'un *Canis* qu'il pense être l'ancêtre du *Canis etruscus* italien. « D'après sa taille, la conformation de son front et les proportions de ses dents, ce n'est pas un Renard mais un Chien proprement dit ». A la lumière des documents de Concud, il paraît bien peu vraisemblable que les restes de Perpignan soient ceux des ancêtres du *Canis etruscus* : il faudrait admettre pour cela une augmentation de la taille de l'ordre de 50 % entre le Pliocène inférieur et le Quaternaire moyen, alors que dès le Pontien on connaît un animal très proche du fossile quaternaire, tant au point de vue métrique que morphologique. Certains caractères expliquent l'interprétation de Steblin : le deutérocône bien développé de la carnassière supérieure, le développement net du métacônule, l'hypocône allongé longitudinalement ainsi que le cingulum externe des deux tuberculeuses supérieures font effectivement penser à une dentition de canidé broyeur. A la mandibule, le développement transversal exagéré du talonide de la carnassière et de la partie antérieure de la première tuberculeuse confirme les caractéristiques broyeuses de la dentition; de là à ramener purement et simplement le canidé du Roussillon au genre *Canis*, je pense que c'est exagéré.

La position oblique du talon de la carnassière supérieure, très visible sur les figures de Depéret, est bien différente de celle que l'on observe chez le Chien, chez lequel les longueurs externes et internes de la carnassière sont identiques. Ce caractère est très important car il semble que la position du talon de la carnassière supérieure chez les Carnivores soit un des plus sûrs caractères de détermination. De plus, la taille générale, les prémolaires courtes et élancées, les canines grêles et effilées sont autant de caractéristiques d'un Vulpidé, comme d'ailleurs le remarque Depéret. J'ajouterai que l'implantation des dents, la forme étroite du palais, malgré une certaine déformation durant la fossilisation, n'ont rien à voir avec celles du Chien mais se rapprochent de celles des Renards actuels et fossiles. Telle était d'ailleurs l'opinion de A. Gaudry et M. Boule (1892). Ce sont les raisons pour lesquelles, nous retrouverons le fossile du Roussillon au chapitre suivant seulement.

3. *Dans les faunes Villafranchiennes*, (type Saint-Vallier) la place est occupée par un canidé de taille plutôt petite (*Nyctereutes megamastoides*); comme l'ensemble de la faune, le Chien viverrin est adapté à un climat tempéré et on ne le trouve pas associé à des faunes plus récentes du Quaternaire moyen, ni avec des *Canis*. Voyons cependant plus en détail ce dernier point.

— A Csarnota, en Hongrie où Th. Kormos a décrit *Canis petenyi*, celui-ci s'est avéré n'être rien d'autre qu'un *Nyctereutes*; il paraissait être associé à une faune postérieure au Villafranchien; mais d'après Kretzoi (1956), ce gisement doit être rejeté avec les faunes plus anciennes à Mastodontes, dans ce qu'il appelle le Villanyen.

— A Sénèze (Haute-Loire), S. Schaub (1944) donne une liste globale de la faune que l'on a l'habitude de dater de la fin du Villefranchien; elle contient *Nyctereutes* et *Canis*. Mais il faut souligner que ce très beau gisement n'a donné lieu à aucune étude stratigraphique précise et l'on ignore s'il couvre ou non une longue période géologique; d'après l'analyse pollinique (H. Elhaï et P. Grangeon, 1964), il est probable que le gisement de Sénèze couvre de

1. *Mensuration du Canis de Concud :*

P^3	longueur	13,1 mm
	largeur	4,7 mm
P^4	longueur	20,4 mm
	largeur	10,3 mm
M^1	longueur	13,5 mm
	largeur	16,8 mm
M^2	longueur	7,5 mm
	largeur	12,5 mm

Indice : 20,4/21 : 97

Source : MNHN, Paris

nombreux niveaux : les auteurs discernent en effet une première phase chaude initiale qu'ils parallélisent avec le Tiglien, et des phases suivantes froides qui peuvent se situer entre le Tiglien et le Cromérien.

— En Roumanie, les faunes de Bugiulesti et Irimesti, que P. Samson et C. Radulesco (1963) rapportent au Villafranchien supérieur, comportent l'association de *Canis etruscus* et de *Nyctereutes megamastoides*, mais là encore il s'agit d'une liste *globale* de faune.

Il semble donc bien que ce soit après l'extinction des faunes villafranchiennes, et en particulier du *Nyctereutes*, qu'ait eu lieu l'extension du genre *Canis*.

Ce que l'étude du gisement de l'Escale fait apparaître plus clairement lorsqu'elle est replacée dans son cadre géologique c'est la prolifération du *Canis etruscus* à la fin du Mindel. On peut alors se demander pourquoi cette prolifération se place à ce moment-là. Il semble bien que ce soit la paleoclimatologie qui donne la réponse : la glaciation de Mindel représente la première dégradation climatique grave du Quaternaire. Alors qu'aucune coupure majeure ne s'est faite sentir depuis le Pliocène inférieur chaud, le froid Mindélien apporte un « traumatisme » tel, que la faune ne peut plus être identique à ce qu'il y avait auparavant : pre-Gunz, Gunz ou Gunz-Mindel. La population florissante de *Canis* de l'Escale montre qu'il s'agit d'une espèce qui résiste bien au froid et qu'après la disparition des Canidés villafranchiens adaptés à un climat tempéré chaud ou tempéré frais, il y a eu envahissement de la zone laissée libre par l'extinction du *Nyctereutes*.

D'autres part, les climats froids paraissent favoriser le développement des espèces carnivores, or les *Canis* de l'Escale abandonnent visiblement une dentition broyeuse au bénéfice d'une dentition tranchante.

Il est surprenant de constater qu'entre le Pontien et le Quaternaire moyen, il ne se soit produit aucun phénomène marquant dans l'évolution du genre *Canis*, à part une légère réduction des tuberculeuses, et que ce soit durant la glaciation de Mindel, période relativement plus courte mais très froide, que l'on puisse constater une évolution nette vers un système dentaire plus tranchant. Ce phénomène se serait peut-être produit de toutes façons, mais l'on peut se demander s'il ne traduit pas l'influence du climat sur l'évolution de cette espèce.

CANIS LUPUS L. *LUNELLENSIS* n. ssp.

Tableaux 16, 17.
Planche VII.

L'étude du matériel de la grotte de Lunel-Viel dans l'Hérault (fouilles E. Bonifay), m'a amenée à définir une nouvelle sous-espèce de Loup fossile.

Les restes de *Canis* de Lunel-Viel sont moins abondants que ceux de la grotte de l'Escale et ils représentent un nombre minimum de 10 individus. La plupart proviennent de la couche 9 qui est le niveau le plus riche en éléments paléontologiques et qui est datée, ainsi que tout le remplissage fossilifère de la grotte, de l'interglaciaire Mindel-Riss. L'intérêt de ce matériel est de pouvoir se juxtaposer dans le temps et dans la même région au matériel, déjà étudié, de la grotte de l'Escale.

A. Matériel étudié

1. *Crânes et dentitions supérieures :*

10065 : palais portant la P^3, les carnassières, les tuberculeuses et la P^2 droite. Adulte.
5-3600 : fragment de mâchoire supérieure gauche avec la carnassière et les 2 tuberculeuses. Adulte.
6-3991 : fragment de mâchoire supérieure gauche avec la carnassière et la M^1. Adulte.
7-3067 : fragment de mâchoire supérieure gauche avec la carnassière et les 2 tuberculeuses. Adulte.
9-821 : fragment de mâchoire supérieure droite avec P^3, la carnassière, M^1 et M^2. Adulte.
9-1031 : crâne sans la partie antérieure en avant de la P^2. Adulte.
9-1128 : crâne complet auquel manquent les dents antérieures : incisives, canines, prémolaires. Adulte.
9-2206 : crâne complet auquel manquent la partie inférieure de la boîte cephalique et les dents antérieures. Adulte.
9-2340 : palais qui porte une dentition presque complète sauf la canine et les incisives; il est sectionné en arrière de la M^2. Adulte.
11-3161 : fragment de mâchoire supérieure droite qui porte la carnassière, la M^1 et la P^3. Adulte.

Carnassières et tuberculeuses isolées :

5-3254 : carnassière gauche.
6-390 : M^1 gauche.
6-392 : carnassière gauche.
6-2814 : carnassière gauche.
9-1502 : carnassière gauche.

Source : MNHN, Paris

Prémolaires supérieures isolées :

2-146 — 5-386 — 6-330 — 9-649 — 9-1663

Canines supérieures isolées :

1-791 — 6-385 — 6-387 — 9-1111 — 9-1440

2. *Dentitions inférieures.*

2-19 : fragment de demi-mandibule gauche qui porte P_4 et M_1. Adulte.
2-82 : demi-mandibule droite à laquelle manquent P_1 et une partie de P_2. Branche montante cassée. Adulte.
2-109 : fragment de demi-mandibule droite qui porte P_1, P_2 et P_3 cassée, la carnassière et M_2. Adulte âgé.
2-3814 : demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives et la canine. Adulte âgé.
4-1872 : fragment de demi-mandibule droite qui porte P_3, M_1 et M_2. Adulte.
4-2692 : fragment de demi-mandibule droite qui porte P_3, P_4 et M_1. Adulte.
4-3031 : fragment antérieur de demi-mandibule droite avec la 3e incisive, la canine, P_1, P_2 et P_3. Adulte.
8-588 : demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives, P_1 et M_3. Branche montante cassée. Adulte.
9-961 : fragment de demi-mandibule gauche qui porte P_3, P_4 et la carnassière. Adulte.
9-1220 : demi-mandibule droite qui porte P_2 et la carnassière. Adulte.
9-1276 : demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives et les tuberculeuses. Adulte.
9-1741 : fragment de demi-mandibule gauche qui porte la canine et P_3. Adulte.
9-1770 : demi-mandibule gauche qui porte la carnassière seule. Adulte.
9-2926 : fragment de mandibule gauche avec P_2 cassée, P_4 avec un fort denticule antérieur, la carnassière, M_1, M_2. Adulte âgé.

Prémolaires inférieures isolées :

9-1660 — 9-2286 — 9-2964

Canines inférieures isolées :

2-3282 — 3-3218 — 6-444 — 9-657 — 9-1082 — 9-1149 — 9-1589 — 9-2012

B. Caractères généraux des crânes et des dents

1. *Crânes et dentitions supérieures* (Tabl. 16 — fig. 20).

Il m'a paru intéressant de traiter comparativement l'anatomie des restes de Lunel-Viel et celle, déjà décrite, de ceux de l'Escale.

La partie supérieure du crâne présente une crête sagittale forte parfois bien conservée (9-1128), qui se divise en deux sur le frontal et diverge obliquement; la capsule céphalique apparaît plus grosse et surtout plus renflée que sur le crâne de l'Escale, tout à fait comparable à celle des Loups actuels. Le museau est plus développé; sur la face inférieure, le palais est plus large et plus allongé antéro-postérieurement. L'indice B (longueur du palais/largeur entre les canines) nous donne 43-43 et 45; c'est un indice qui correspond à un museau de Loup.

Au point de vue métrique, il ressort immédiatement que le *Canis* de Lunel-Viel est un *Canis* de plus forte taille que celui de l'Escale; la rangée dentaire est plus longue et les dents sont plus puissantes. La longueur de la carnassière supérieure varie entre 20,3 mm et 24,8 mm (elle n'atteint donc pas les 25 mm minimum du Loup sauvage actuel, Miller, 1912), tandis qu'à l'Escale elle varie entre 19,6 mm et 23,9 mm. Le fait le plus important est que ces mesures arrivent à dépasser le maximum (23,9 mm) observé sur les carnassières supérieures de l'Escale. L'indice A (longueur de la carnassière supérieure/longueur des deux tuberculeuses) est supérieur à 100 sur tous les crânes sauf un. Ce crâne dont l'indice A = 94 (9-1031) est unique et a une carnassière de 20,3 mm; sur tous les autres crânes, au contraire, les indices sont de type *b* (en relation avec une dentition plus tranchante) : ils s'ordonnent comme suit : 100, 101, 102, 106, 106, 106, et 106, et correspondent à des carnassières dont la longueur varie entre 22,2 et 24,8 mm.

a. *Crânes dont la dentition a un indice égal ou supérieur à 100* (fig. 20, 1).

Il n'y a aucune incisive, ni canine supérieure. Seuls 9-2340 et 10065 portent des prémolaires; P^1, P^2 et P^3 sont assez massives, les deux dernières portent un fort denticule postérieur. La carnassière est puissante, elle se caractérise immédiatement par l'extrême réduction de son talon; celui-ci est réduit le plus souvent à un fort cingulum (10065, 7-3087, 6-3991, etc.), plus rarement il se détache de la dent (11-3161); en tous cas il ne porte pas la cuspide fonctionnelle de certains *Canis* de l'Escale et, dans l'ensemble, il s'agit d'une morphologie de carnassière de Loup et non de *Canis etruscus*. La partie tranchante de la dent est hypertrophiée, le métacône est beaucoup plus allongé vers l'arrière et le paracône, très redressé, présente une arête coupante sur son flanc antérieur.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 16. — *Crânes et dentitions supérieures de* Canis lupus lunellensis *n. ssp. (grotte de Lunel-Viel)*

Mesures	5-3254	5-3600	6-390	6-392	6-2814	6-3991	7-3067	9-821	9-1031	9-1128	9-2206	9-2340	11-316	10065	R-1502
Longueur totale du crâne	–	–	–	–	–	–	–	–	–	224	217	–	–	–	–
Longueur du palais	–	–	–	–	–	–	–	–	–	104,5	101 env.	105 env.	–	–	–
Hauteur médiane de la boîte céphalique	–	–	–	–	–	–	–	–	59,6	63,4	–	–	–	–	–
Largeur maximale de la boîte céphalique	–	–	–	–	–	–	–	–	60,0	58,1	–	–	–	–	–
Écartement minimum entre les canines	–	–	–	–	–	–	–	–	–	22,9	23,0	24 env.	–	–	–
Écartement minimum entre les carnassières	–	–	–	–	–	–	–	–	39,7	39,9	42,9	42,0	–	–	–
Écartement minimum entre les M^2	–	–	–	–	–	–	–	–	37,3	36,4	33,5	–	–	–	–
Longueur de la rangée dentaire	–	–	–	–	–	–	–	–	–	113,6	111,9	112 env.	–	–	–
Longueur des prémolaires	–	–	–	–	–	–	–	–	–	64,8	62,9	64,3	–	65 env.	–
Longueur des molaires	–	–	–	–	–	–	–	–	21,8	22,3	23,5	23,0	–	21,6	–
Longueur P^1-M^2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	81,3	78,3	81,8	–	81 env.	–
P^3 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	15 env.	–	–	–	15,2	–	14,7	–
Largeur								6,3	–	–	–	6,1	–	6,3	–
P^4 Longueur	22,2	23,0	–	22,2	22,8	22,0	22,2	22,7	20,3	24,6	23,5	24,8	22,3	23,1	21,7
Largeur	11,2	13,8	–	11,9	11,5	11,5	12,0	12,5	12,7	13,0	12,0	12,8	11,8	12,7	12,0
M^1 Longueur	–	15,2	14,7	–	–	13,9	13,4	14,9	13,4	15,2	14,8	15,5	13,7	14,6	–
Largeur	–	19,9	18,0	–	–	18,1	18,0	19,0	19,5	19,3	19,7	19,6	19,3	19,3	–
M^2 Longueur	–	7,4	–	–	–	–	7,4	7,8	8,0	7,8	8,1	7,8	–	7,0	–
Largeur	–	13,0	–	–	–	–	12,0	12,4	13,2	11,8	13,2	13,0	–	12,0	–
Indice « A »	–	101	–	–	–	–	106	100	94	106	102	106	–	106	–
Indice « B »	–	–	–	–	–	–	–	–	–	45	43	43	–	–	–

Source : MNHN, Paris

Les tuberculeuses présentent un cingulum externe mince qui disparaît sur la partie médiane de la M^1 (9-2206, 7-3807) ou au contraire reste assez net (11-3161). La principale différence avec les tuberculeuses de l'Escale réside dans la réduction du protocône, et surtout, dans la plupart des cas, dans la disparition du métaconule comme chez le Loup actuel (6-3991, 10065), ce qui contribue à donner à la dent un aspect un peu plus triangulaire, comme celle du Loup. Enfin, le paracône et le métacône sont très développés et atteignent la hauteur du tranchant de la carnassière.

Sur la M^2, le paracône et le métacône sont très faibles, mais le paracône domine le métacône comme chez le Loup. Le protocône est bas, l'hypocône lui est concentrique.

Même sur le grand crâne D8 de l'Escale qui n'avait que 10 mm de différence de taille avec 9-2206, je n'ai pas pu observer un tel ensemble de caractères : lorsqu'ils étaient de la taille des Loups de Lunel-Viel, les *Canis* mindéliens n'avaient pas atteint complètement le stade morphologique de *Canis lupus*.

b. *Crâne dont la dentition a un indice inférieur à 100* (fig. 20, 2).

Le crâne 9-1031 a un indice de 94. Je m'attendais à trouver une dentition de type *Canis etruscus*; or il n'en est rien.

La carnassière de petite taille possède un talon très réduit qui visiblement n'a jamais porté de cuspide fonctionnelle; le métacône, par contre, est court, et l'aspect de cette carnassière est assez inhabituel : isolée, elle rappelerait incontestablement celle d'un Loup (à cause de l'absence du talon) et un peu celle du Chien à cause de la disposition des parties tranchantes. Les tuberculeuses par contre présentent tout à fait des détails identiques à ceux des Loups : effacement médian du cingulum externe, paracône et métacône très développés, protocône faible, métaconule effacé; par contre l'hypocône très détaché et puissant est nettement tourné vers l'arrière. Enfin la M^2 est tout à fait comparable à celle du Loup bien qu'elle soit un peu plus allongée transversalement : le paracône domine le métacône, le protocône est bas, l'hypocône lui est presque concentrique.

Ce crâne dont la dentition supérieure présente tous les traits morphologiques de la dentition tranchante du Loup, a conservé des caractéristiques que l'on peut qualifier d'archaïques : la longueur de la carnassière (inférieure à 21 mm) dont la partie tranchante est peu développée et qui donne un rapport dentaire de type broyeur, et des tuberculeuses allongées transversalement; à l'encontre du grand *Canis* de l'Escale (D-8) qui atteint presque la taille du Loup de Lunel-Viel, mais dont la morphologie dentaire est de type *Canis etruscus*, ce petit Loup de Lunel-Viel possédait la morphologie dentaire du *Canis lupus*, mais elle était associée à la taille et au rapport dentaire des petits *Canis* mindéliens.

c. *Dentition de lait supérieure* (n° 10-3099).

Il s'agit d'un fragment de mâchoire supérieure gauche de jeune adulte, la carnassière supérieure définitive est en train de sortir; elle porte deux dents de lait : la carnassière et la tuberculeuse. Le talon de la carnassière est presque totalement usé, le métacône est court et tranchant; la tuberculeuse qui la suit est triangulaire : paracône et métacône sont bien détachés et le protocône pointu est très acéré. Comparée à d'autres mâchoires de jeunes Loups actuels, la dentition de lait de Lunel-Viel est morphologiquement comparable.

2. *Dentitions inférieures* (Tabl. 17, fig. 17).

Aucune incisive n'est présente. Les canines sont plus grêles que celles des Loups würmiens qui me servent de terme de comparaison (par exemple : mandibule du Placard n° G-1919-L); la P_1, assez usée ou cassée sur la plupart des éléments ne permet pas d'étude.

Les P_2 portent parfois un denticule mais ce dernier est souvent absent; dans tous les cas, les P_3 et P_4 portent un fort denticule postérieur (deuteroconide), plus puissant sur la P_4 que sur la P_3. Le développement du métastyle de la P_4 est variable; le plus souvent c'est un petit bourrelet (9-961, 2-82, 4-2692) ce qui correspond aux carnassières de petite taille, mais il peut devenir tranchant (8-858, 2-1276); or, la carnassière de la mandibule 2-1276 est la plus grande de tout le matériel étudié. En tout cas, le métastyle n'atteint jamais le développement visible sur les P_4 de Loups würmiens et actuels. La carnassière inférieure est une carnassière de Loup, elle se distingue de celle du Chien par son talonide chez lequel l'hypoconide est plus développé que l'endoconide. La partie antérieure tranchante est classiquement composée du paraconide plus faible que le protoconide qui porte un métaconide saillant.

La M_2 présente la même transformation que le talonide de la carnassière : son bourrelet antérieur net encercle un protoconide puissant qui tend à devenir médian et à former une ligne tranchante avec l'hypo-

Source : MNHN, Paris

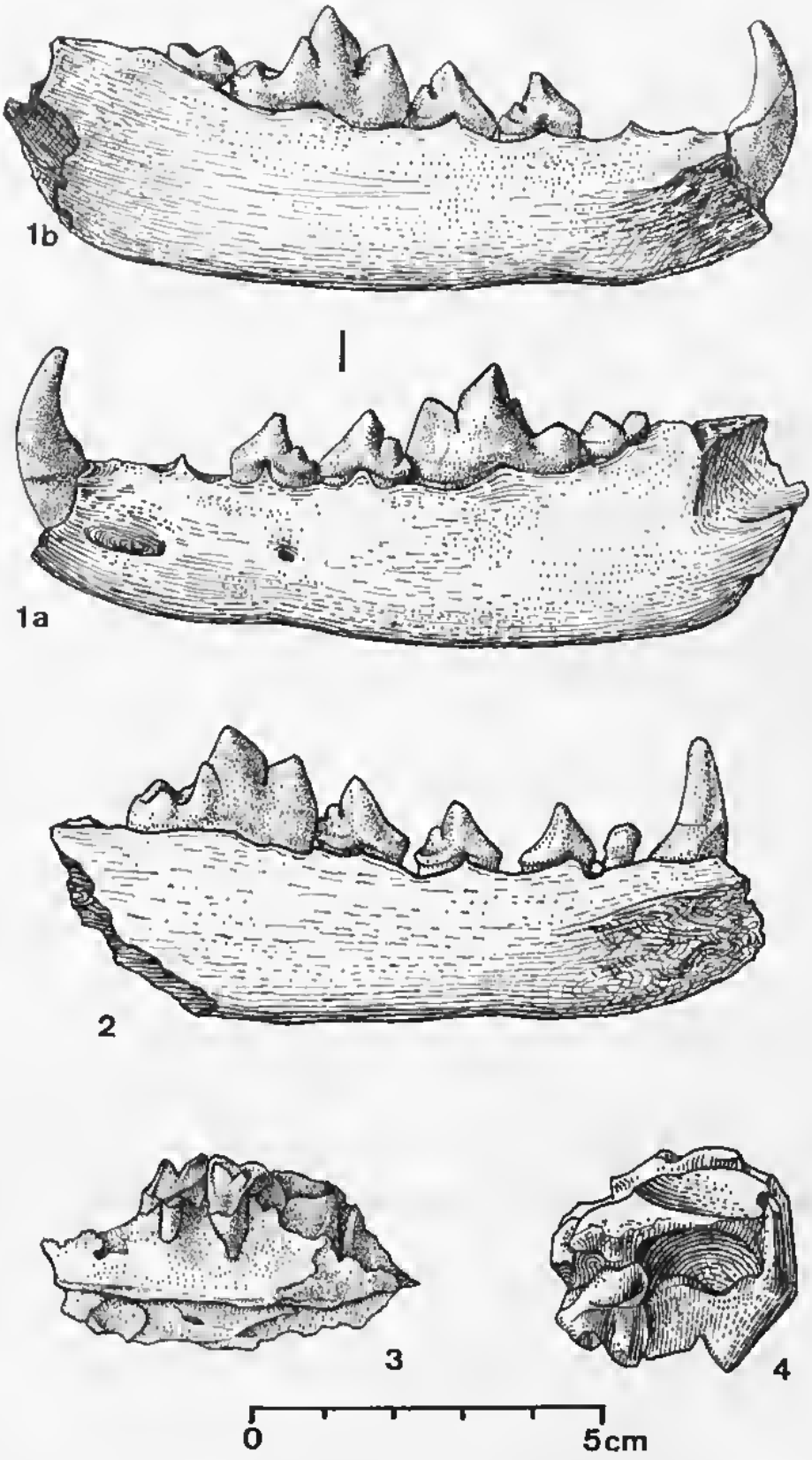


FIG. 17. — Dents de *Canis lupus lunellensis*, grotte de Lunel-Viel

1. Demi-mandibule gauche (n° 21, collections Marcel de Serres, Montpellier) : 1*a*. face externe; 1*b*. la même, face interne.
2. Demi-mandibule gauche, face interne (9-1276).
3. Fragment de maxillaire gauche de jeune individu, face interne (10-3099).
4. Fragment de maxillaire supérieur gauche, face interne (n° 33, collection M. de Serres, Montpellier).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 17. —*Mandibules de* Canis lupus lunellensis *n. ssp. (grotte de Lunel-Viel)*

MESURES	2-19	2-82	2-109	2-981	2-3814	4-1872	4-2692	4-3031	8-588	9-1220	9-1276	9-1741	9-1770	9-2936
Longueur de la rangée dentaire	–	100 env.	–	–	109,0	–	–	–	–	–	–	–	108,5	–
Longueur totale de la mandibule	–	137,0	–	–	152,0	–	–	–	–	–	–	–	150 env.	–
Hauteur des canines au dessus du collet	–	17,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	19,0	–	–
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	–	23,9	–	–	26,2	30,6	–	–	26,2	26	26,4	–	25,6	–
Hauteur de la mandibule sous la P_1	–	–	–	23,5	20,0	–	–	–	–	19,9	20,8	19,8	19,2	–
Hauteur de la mandibule sous M_3	–	26,7	–	–	28,1	–	–	–	28,2	30,9	–	–	28,5	–
Longueur des prémolaires au collet	–	39,2	–	46 env.	45,2	–	–	–	48,5	43,2	42,5	–	45,0	–
Longueur des molaires	–	37,3	–	–	40,2	–	–	–	42,1	41,4	–	–	40 env.	–
Longueur de la carnassière	25,5	23,8	26,2	25,6	25,1	27,4	24,4	–	25,3	26,3	27,2	–	25,7	25,3
Largeur de la carnassière	10,0	9,6	9,8	10,3	10,0	10,5	9,6	–	10,3	9,0	10,0	–	9,8	10,2
Longueur P_1-M_3	–	75,2	–	–	84,0	–	–	–	87,9	83,5	–	–	84,7	–
Longueur M_3	–	9,6	10,4	–	9,9	10,4	10,2	–	10,2	10,4	9,6	–	–	10,8
Longueur M_3	–	4,2	–	–	5,0	–	–	–	–	–	4,3	–	–	5,6
Longueur P_1	–	–	5,4	–	5,1	–	–	5,8	–	–	–	–	–	–
Longueur P_2	–	–	12,0	12,5	12,1	–	–	11,3	12,4	11,5	–	12,8	–	–
Longueur P_3	–	12,7	–	–	12,9	–	–	12,8	13,2	–	12,9	–	–	–
Longueur P_4	14,5	14,0	–	15,4	14,6	15,2	14,6	–	14,5	–	13,8	–	–	–

Source : MNHN, Paris

conide de la carnassière. Le métaconide, plus petit, est rejeté vers l'intérieur et l'endoconide est réduit à un bourrelet qui s'atténue à la première usure.

La M_3 est petite et uniradiculée.

Au point de vue métrique, la longueur de la rangée dentaire varie entre 100 et 109 mm; la longueur de la carnassière varie entre 23,8 mm et 27,4 mm, ce qui correspond aux valeurs supérieures observées dans les couches C, D, E et H de l'Escale; la moyenne observée est de 25,6 mm sur 12 carnassières [1].

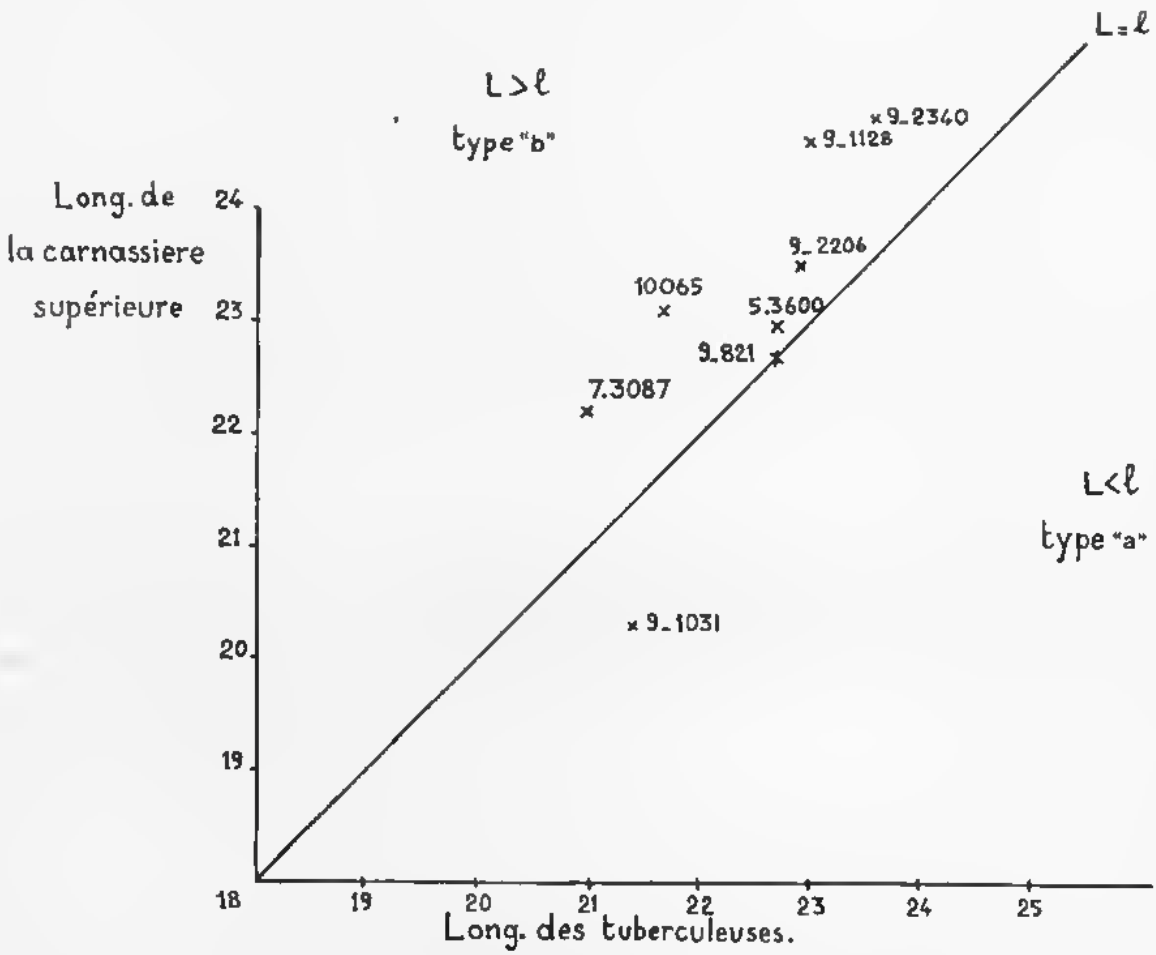


FIG. 18. — *Canis lupus lunellensis*, grotte de Lunel-Viel

Répartition de la longueur des carnassières supérieures en fonction de celle des deux tuberculeuses.

C. Le squelette posterânien

Il est représenté par une extrémité distale d'humérus (2-174) dont la largeur mesure 34,2 mm et celle de la diaphyse 13,4 mm, et une extrémité distale de radius (11-690) qui mesure 24,2 mm de largeur et 15,7 mm au milieu de la diaphyse [1].

Ce radius et cet humérus atteignent la longueur des plus gros individus de l'Escale, mais présentent une diaphyse environ 20 % plus large que les plus forts sujets du même gisement. Le Loup de Lunel-Viel avait fort probablement un squelette plus faible que les Loups actuels dont il atteint presque les dimensions.

1. Provenant des fouilles M. de Serres (laboratoire de Montpellier) il y a 8 carnassières inférieures de *Canis* dont la longueur varie entre 22 et 27 mm; un tibia (n° 673) dont la longueur atteint 202 mm, la largeur de l'extrémité proximale est de 39,7 mm, de l'extrémité distale 30,5 mm, et un calcanéum (n° 61) d'une hauteur totale de 54,2 mm et d'une largeur de 19,9 mm.

Source : MNHN, Paris

D. Caractères sous-spécifiques des loups de Lunel-Viel

Comme les dentitions supérieures, les dentitions inférieures de Lunel-Viel ont toutes les caractéristiques morphologiques de l'espèce *lupus :* en particulier l'alignement des différentes cuspides qui tend à former, comme chez les Loups, une ligne tranchante; au contraire, la disposition symétrique des cuspides sur deux lignes parallèles chez les *Canis* de l'Escale contribue énormément à accentuer l'aspect broyeur de la dentition. Les rapports dentaires confirment aussi cette manière de voir, la majorité des individus présentant comme les Loups actuels un indice de type *b* à la mâchoire supérieure. Les Loups de Lunel-Viel ne diffèrent des Loups actuels que par leur plus petite taille.

Dès le Mindel-Riss existaient en Provence de vrais Loups mais de petite taille; il m'a semblé nécessaire à cause de l'importance stratigraphique des Canidés fossiles, de distinguer l'animal de Lunel-Viel de l'animal actuel, et je propose de l'appeler *Canis lupus lunellensis* afin de rappeler son gisement d'origine.

E. Comparaisons

Elles sont très difficiles car on ne connaît pratiquement pas de gisement de même âge.

Cependant, il est possible qu'en France, le *Canis neschersensis* qui provient des environs d'Issoire appartienne au même groupe que l'animal de Lunel-Viel; dans sa description, déjà, les anciens auteurs lui trouvaient quelques ressemblances avec les Loups « je n'hésite pas à considérer ce maxillaire comme tout à fait semblable à celui du petit Loup de montagne « *Canis lycaon* » (Blainville *in* Bourguignat, 1875). Pomel (1853) note qu'il provient des « alluvions ponceuses non pliocènes »; mais il faut attendre le travail de Stehlin (1935) pour que celui-ci reconnaisse que cette espèce est « un petit Loup du Pleistocène récent fossilifère ». D'après Bourguignat, la longueur des molaires de la mandibule de Neschers est de 77 mm, la hauteur de la canine de 6 mm; la longueur de la P_2 : 10,5 mm, de la P_3 12 mm, de la P_4 : 14 mm, de la carnassière : 23 mm et de la première tuberculeuse : 9,0 mm.

En Allemagne, d'après les travaux de Weitzel (1936), les restes de Steinheim d'âge Riss-Würm (donc plus récents que ceux de Lunel-Viel), seraient ceux d'un Loup plus petit que le Loup actuel.

CANIS LUPUS L.

Tableaux 13, 18, 19.

Évolution du Loup au quaternaire supérieur dans le Sud-Est de la France

La grande difficulté provient de la rareté du matériel.

1. *Durant le Rissien*, il est nécessaire de faire l'étude du matériel provenant de plusieurs gisements pour avoir une idée de ce qu'était le Loup de cette époque. Ces gisements ne sont d'ailleurs pas strictement contemporains (tableau 18).

Au *Lazaret* (A. M.), le matériel paléontologique n'a encore donné lieu à aucune étude monographique; cependant d'après l'étude préliminaire de S. Gagnière (1955-1957-1959), on peut voir que le Loup est peu abondant et représente 8,61 % de la totalité de la faune. A la grotte de *Mars* (A.-M.), il est très probable qu'il s'agisse d'une faune Rissienne ou du Riss-Würm (?), et le Loup est seulement représenté par une demi-mandibule (Bourguignat, 1875).

Enfin le gisement de *Châtillon-Saint-Jean* (Drôme) dont l'étude a été faite récemment (C. Chauviré, 1962) a fourni une très belle faune contemporaine du début de la glaciation de Riss et an particulier deux mandibules de Loup; la longueur de la carnassière inférieure est de 28 mm, c'est-à-dire beaucoup plus forte que celle des Loups de Lunel-Viel (25,7 mm). A ce stade du Quaternaire, le type « Loup » étant pleinement réalisé au point de vue morphologique, seule une étude métrique permet d'étudier les variations de taille avec précision : ici, elle met en évidence une augmentation régulière.

2. *L'étude des Loups würmiens* des grottes du Gardon porte sur un plus grand nombre de mandibules fossiles. Nous pouvons suivre la progression de la taille sur les longueurs de la carnassière inférieure : grotte de Campefiel : 31 × 12,5, 31 × 12,1[1]; grotte de la Salpétrière : 28 × 11,5; grotte de la Balauzière : 29,5 × 11, 26,5 × 10,5 et 35 × 14 [2];

1. Le premier chiffre représente la longueur, le second la largeur.

2. Cette dernière est attribuée par M. Paulus à la « race *spelaea* » mais j'ai pu constater qu'elle se rapproche d'autres mandibules würmiennes, comme celle qui provient du Placard dont la carnassière inférieure mesure 33 × 14 mm. Je ne vois pas la nécessité de faire de ces grands individus Würmiens une race spéciale.

Source : MNHN, Paris

Cela revient à une valeur moyenne de 30,1 mm pour la longueur de la carnassière inférieure, les extrêmes étant 26,5 et 35 mm.

3. *La répartition du Loup würmien* dans le Sud-Est de la France ne laisse pas de zone vide. Il est présent dans les grottes du Gardon : Esquicho-Grapaou (Hugues et Gagnière, 1934), Baume-longue (J. Ulysse-Dumas, 1944), Campefiel, la Salpétrière et la Balauzière (M. Paulus, 1947), la Verrerie (C. Hugues, S. Garrimond, S. Gagnière, P. Marcellin, 1951); à l'Est du Rhône, à la Masque (H. de Lumley, 1959), au Baus de l'Aubesier (H. de Lumley, 1965), à la Vallescure (Gagnière et Germand, 1934), à Rigabe (M. F. Bonifay, 1960), à la grotte des Cèdres (R. P. Charles, 1952); sur la côte d'Azur, au Cap Roux, à Manda et à la grotte Saint-Martin (V. Cotte, 1920) et en Ligurie italienne aux grottes de Grimaldi (M. Boule, 1906). Cette liste qui n'est sûrement pas sans lacune, montre une répartition uniforme; dans tout le Sud-Est de la France le Loup würmien est un élément constant mais relativement rare de la faune fossile.

TABLEAU 18. — *Dents inférieures de Loups rissiens*

Mesures	Châtillon-Saint-Jean (C. CHAUVIRÉ)		Mars (BOURGUIGNAT)	Lazaret (Coll. OCTOBON)
	C.S.J. FC-92	C.S.J. F. B. R. 71		19 cd VIII
P_1 Longueur	5,2	–	–	–
P_2 Longueur	12,8	12,5	12,0	–
Largeur	–	6	5,75	–
P_3 Longueur	14	14,8	13,5	–
Largeur	–	6,8	7,5	–
P_4 Longueur	15,4	15,7	16	15,6
Largeur	7,8	7,9	8	7,3
M_1 Longueur	28	29	28	27,1
Largeur	11,6	11,4	11	10,1
M_2 Longueur	12	–	10,5	10,5
Largeur	9	–	8,25	7,5
M_3 Longueur	–	–	3,0	–
Largeur	–	–	2,5	–

4. *A l'époque actuelle*, au siècle dernier, on a tué encore quelques Loups sauvages en Provence (M. Paulus, 1947) : à Saint-Gilles en 1841, à Château-Gombert près de Marseille en 1872, sur la Sainte-Baume en 1893 et à Notre-Dame des Neiges dans le Vaucluse (tableau 19). Les mesures prises sur ces éléments actuels permettent de calculer une longueur moyenne, pour la carnassière inférieure, de 28,6 mm; ce chiffre est légèrement inférieur à celui donné par Miller sur les Loups du Nord de l'Europe (28,8 mm). La localité-type du Loup actuel étant la Suède, il est assez normal d'avoir des individus d'autant plus petits que l'on s'éloigne de cette localité.

Les graphiques établis avec les longueurs moyennes des carnassières inférieures montrent de façon très nette que l'augmentation de la taille moyenne de cette dent est constante durant le Quaternaire moyen et supérieur, et qu'elle atteint son apogée au Würmien (fig. 19).

Conclusions relatives à l'étude du genre *Canis*

Après son apparition dans le Pontien d'Espagne, le genre *Canis* ne réapparaît (réimmigration?), sous une forme presque inchangée, qu'après l'extinction du Canidé villafranchien *Nyctereutes megamastoides*, à une période mal définie stratigraphiquement (gisement de Süssenborn, Mosbach en Allemagne, du Val d'Arno et d'Olivola en Italie), mais probalement contemporaine du début du Quaternaire moyen (début du Mindel).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 19. — *Mensurations des Loups sauvages actuels de Provence (d'après M. Paulus, 1947)*

Mesures	Sainte Baume			Saint Gilles	Château Gombert	Notre-Dame des Neiges	Société des Sciences Naturelles Vaucluse
	A	B	C				
Crânes et dents supérieures							
Longueur maxima du crâne.....	221	236	233	–	–	–	–
Largeur maximale du palais.....	82	83	85	–	–	–	–
Longueur de la rangée des molaires.	79,5	81	78	84	–	84	82
Longueur de la carnassière supérieure.....	25,5	25	25	25	25	25,8	25
Longueur M^1 et M^2 réunies.....	24,5	25	24,8	–	–	20	21,5
Mandibules							
Hauteur de la branche horizontale sous la carnassière.....	27	29	27,5	–	–	–	–
Longueur rangée des molaires.....	87,5	90	85,5	91,5	–	82	81,5
Longueur de la carnassière infér....	28	29,5	29,5	27,5	31	29	27,2

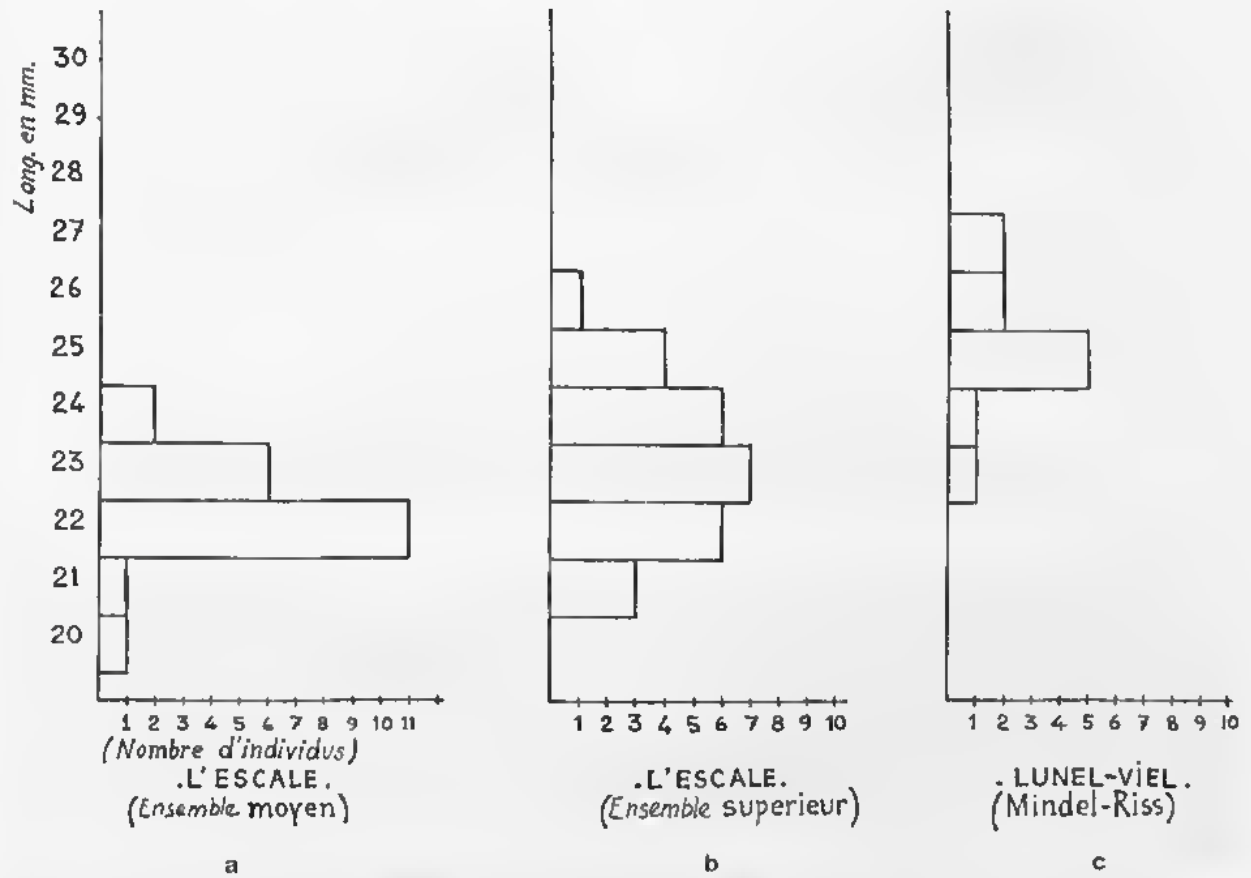


FIG. 19. — Répartition des carnassières inférieures de *Canis* en fonction de leur longueur: *a.* grotte de l'Escale; ensemble moyen = Mindel supérieur ancien; *b.* grotte de l'Escale: ensemble supérieur = Mindel supérieur récent; *c.* grotte de Lunel-Viel: Mindel-Riss.

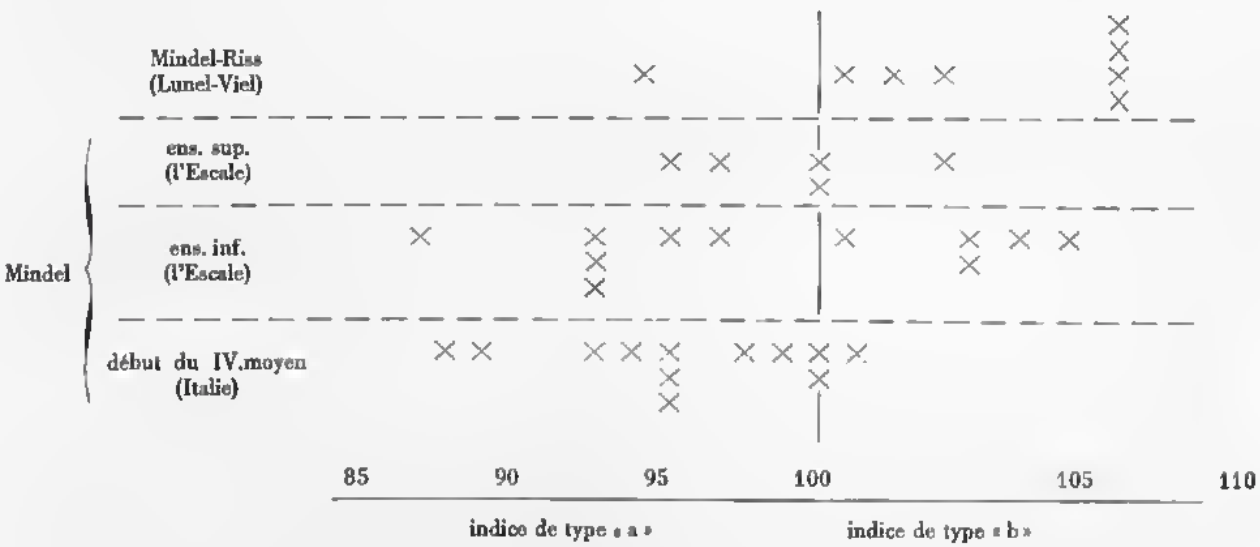
Source : MNHN, Paris

Le gisement de l'Escale, dont les niveaux fossilifères étudiées se sont déposés sous un climat très froid, date de la fin de la glaciation de Mindel; ce gisement a fourni, de très nombreux restes de *Canis* dans les deux niveaux correspondant à deux pointes de froid du Mindel supérieur, il est possible de distinguer, d'après les dents supérieures, un type *a* (primitif) qui se distingue par une dentition de type plus broyeur, d'un type *b*. Tous les termes de passage existant entre ces deux types, et une grande homogénété morphologique étant visible sur les dents inférieures et sur les os longs, il m'a paru nécessaire de ramener ces restes à une seule et même espèce : *Canis etruscus* Forsyth Major.

L'étude métrique des dents et du squelette montre des variations de forte amplitude qui restent cependant tout à fait comparables en pourcentage à ce que l'on observe sur les Canidés actuels et plus précisément sur les Loups.

La plupart des gisements français à *Canis* datent d'une période post-villafranchienne et anté-rissienne. En Europe occidentale, si l'on admet la synonymie *Canis etruscus* = *Canis mosbachensis*, la plupart des gisements classiques allemands ayant fourni du *Canis mosbachensis* sont, quand ils sont datés, mindéliens. Cependant, il est vraisemblable que sous ces appelations se trouvent parfois présents des restes de vrais Loups de petite taille. Le gisement de Lunel-Viel, qui est postérieur à celui de l'Escale, et qui date du Mindel-Riss, a fourni les restes de vrais Loups qu'il serait nécessaire de distinguer par une nomenclature trinominale (*Canis lupus* race *lunellensis*) à cause de sa petite taille; c'est un bon fossile directeur car sa période d'expansion date de l'interglaciaire Mindel-Riss et probablement du début du Rissien.

La répartition des indices de type *a* et *b* des *Canis etruscus* au Quaternaire moyen en Europe méridionale est la suivante :



La continuité *Canis etruscus* type *a* — *Canis etruscus* type *b* — *Canis lupus lunellensis* me paraît cohérente tant au point de vue stratigraphique que morphologique et métrique (fig. 19 et 21).

La présence de Loups de la grandeur de l'animal actuel n'est repérée que dans les gisements d'âge rissien; la taille ne fait que croître jusqu'au Würm, alors que l'espèce actuelle est plus petite, ce qui est peut-être en relation avec le climat (fig. 21).

Tout ce schéma évolutif est dominé, et en partie expliqué, par les variations des paléo-climats; dans le Sud-Est de la France, il apparaît nettement que l'évolution de la taille des *Canis* est parallèle aux courbes climatiques : l'animal augmente de taille durant les périodes glaciaires pendant qu'il s'adapte progressivement à un régime de plus en plus carnivore.

L'échelle des temps géologiques au Quaternaire est telle qu'elle doit permettre de démonter pièce par pièce le processus d'évolution d'une espèce à l'autre; plus qu'à toute autre période s'applique la phrase de M. Boule : « l'évolution devient un fait patent, un phénomène relevant directement de l'observation ».

Source : MNHN, Paris

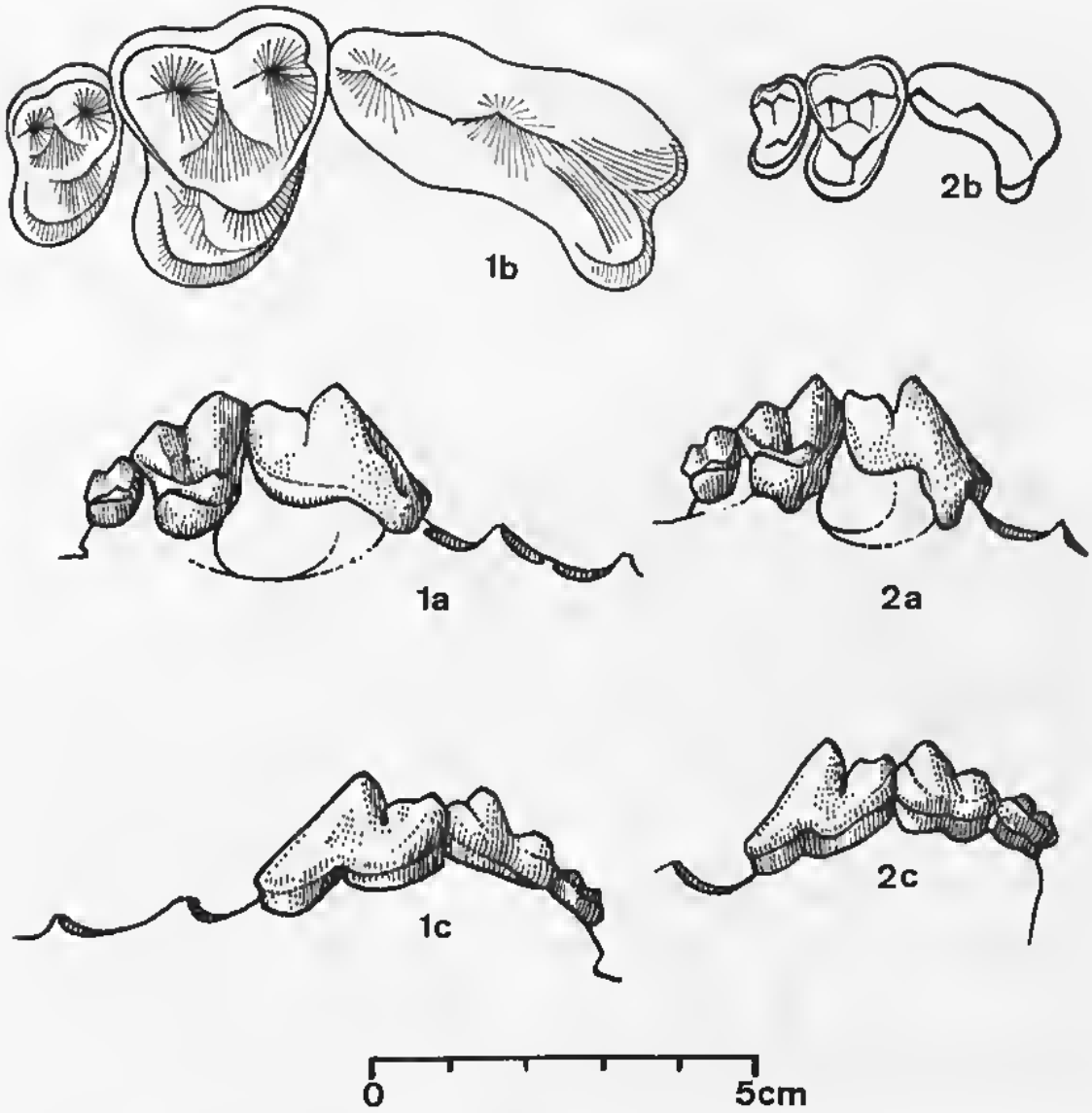


FIG. 20. — *Canis lupus lunellensis*, grotte de Lunel-Viel

1. Fragment de maxillaire supérieur droit (9-1128) : 1*a*. face interne; 1*b*. face occlusale × 2; 1*c*. face externe.
2. Fragment de maxillaire supérieur droit (9-1031) : 2*a*. face interne; 2*b*. face occlusale; 2*c*. face externe.

CANIS sp.

Grotte de Lunel-Viel.

Trouvé en juillet 1966, une portion de maxillaire supérieur gauche (11-3378) provient des couches profondes du gisement. Il porte la carnassière supérieure et la M^1.

Au point de vue métrique, la petite taille de la carnassière (19,9 mm de longueur) tranche immédiatement sur l'ensemble cohérent formé par les petits Loups de Lunel-Viel dont la longueur de la carnassière supérieure varie entre 20,3 mm de longueur et 24,8 mm. L'épaisseur est de 9,9 mm, là aussi inférieure aux mesures observées sur les autres carnassières de *Canis* du gisement. La tuberculeuse qui lui fait suite, de forme assez triangulaire, est aussi plus courte 13,2 mm (13,4 mm sur 7-3084) et surtout moins allongée transversalement : 16,6 mm au lieu de 18 mm sur 7-3097 et 6-390.

La M^2 manque mais on peut mesurer aux alvéoles 6 mm environ de longueur et 11,6 mm environ de largeur, ce qui paraît inférieur aux valeurs observées sur les autres individus.

Source : MNHN, Paris

Le rapport de la longueur de la carnassière inférieure à la longueur des tuberculeuses doit être probablement supérieur à 100.

Au point de vue morphologique, la carnassière est haute, très acérée, avec un talon peu développé, moins par exemple que sur CD-7204 de la grotte de l'Escale qui est de taille comparable. La première tuberculeuse présente un paracône et un métacône hauts et aigus, un protocône très développé, un métacône peu individualisé et un hypocône tranchant très développé. La forme générale est relativement étroite. Cet ensemble de caractères permet de discerner une dentition particulièrement tranchante, plus tranchante à taille égale que sur *Canis etruscus*.

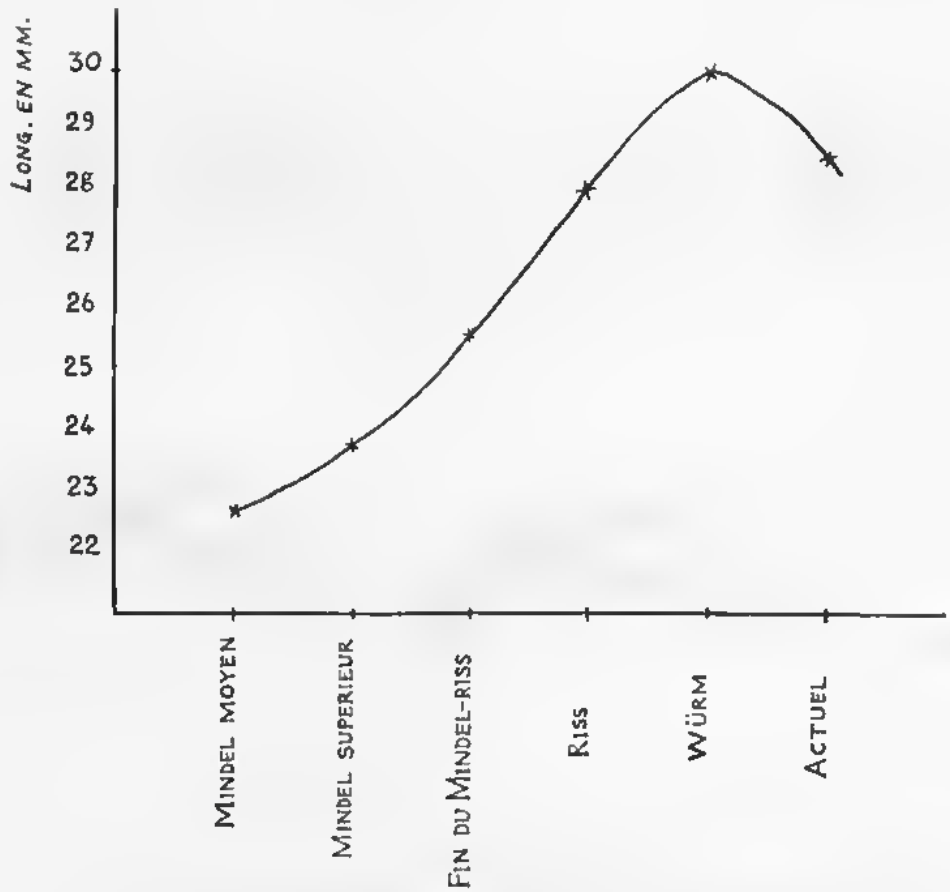


Fig. 21. — Évolution de la longueur moyenne de la carnassière inférieure des *Canis* quaternaires du Sud-Est de la France

Je pensais tout d'abord qu'il s'agissait d'une forme archaïque de *Cuon*, mais la morphologie de la M^1 est trop complexe sur le fossile de Lunel-Viel : le développement de l'hypocône est un caractère de *Canis*, absent chez les *Cuon* dont la M^1 est de forme triangulaire réduite au paracône, métacône et protocône; la carnassière de *Cuon priscus* (Thénius, 1954) ne présente pas non plus de talon aussi individualisé que sur 11-3378; la carnassière supérieure du *Cuon* d'Hundsheim mesure environ 22 mm de longueur et 11 mm de largeur, la M^1, 13,1 mm de long et 15 mm de largeur environ, ce qui est par contre proche de l'animal de Lunel-Viel.

Il est bien difficile de situer spécifiquement ce maxillaire de Canidé; il présente associé à des caractères de dentition tranchante comme chez les Loups (réduction du talon de la carnassière gros développement de l'hypocône de la M^1, forte réduction des tuberculeuses), une taille très réduite semblable à celle des plus petits *Canis etruscus* de l'Escale. Il s'agit peut-être d'une variation extrême de la dentition supérieure d'une femelle de Loup, mais on ne peut toutefois négliger l'hypothèse de la présence d'une forme hybride entre les Loups et les Cuons vivant aux abords de la grotte.

Source : MNHN, Paris

II. GENRE *VULPES* FRISCH, 1775

Les Vulpidés font en général partie des Carnivores que l'on rencontre fréquemment dans les gisements quaternaires européens d'âge würmien. Ils sont au contraire fort rares dans les gisements villafranchiens (Quaternaire ancien).

Dans le Sud-Est de la France, la grotte de l'Escale qui se situe entre ces deux extrêmes a fourni, comme les gisements du Quaternaire supérieur, de nombreux restes de Renards (au minimum 12 individus) qui proviennent tous de la couche H (Mindel supérieur) à l'exception de deux demi-mandibules, l'une étant très fragmentaire, trouvées dans le niveau B.

A. Caractères généraux des Vulpides de la grotte de l'Escale (fig. 22)

Certains caractères sont communs à tous les maxillaires supérieurs. La carnassière, de petite taille porte un deuterocône bien individualisé et pointu; ceci élimine tout rapprochement avec le Renard corsac que l'on rencontre à l'état fossile et dont la carnassière supérieure ne présente pas de talon net. Sur les deux espèces actuelles le talon est toujours visible, mais chez le Renard vulgaire celui-ci est moins individualisé.

L'étude métrique de la totalité des éléments qui, au premier abord, paraissaient appartenir à une population homogène, permet d'entrevoir deux groupes, l'un correspondant à une longueur externe de la carnassière qui varie entre 12,3 et 14,1 mm, l'autre à des carnassières supérieures plus petites d'une longueur inférieure à 12,3 mm. Ces deux groupes s'isolent ensuite parfaitement grâce à l'étude des tuberculeuses. La M^1 du premier groupe correspond à la morphologie du Renard vulgaire : sa forme générale est triangulaire (métacône et paracône aigus, protocône et métaconule bien individualisés et disposés en oblique), le cingulum interne (hypocône) n'est tranchant que du côté labial.

Au contraire sur H-7266 et H-7236, la M^1 est plus courte, le bord postérieur de la dent présente une constriction latérale et seul le protocône est net; l'hypocône est tranchant sur sa partie linguale et postérieure.

La M^2 du premier groupe est forte et large comme chez le Renard vulgaire; dans le deuxième, la longueur est réduite mais la largeur reste importante ce qui donne une dent très élargie transversalement.

Le plus grand Renard fournit un indice A qui varie entre 82 et 86, ce qui est un indice de Renard vulgaire [1].

Chez le petit Renard, ce rapport est de 91 et 93, ce qui est comparable aux Renards polaires actuels.

Comme dans les gisements magdaléniens déposés sous un climat froid, les couches glaciaires de la grotte de l'Escale ont donc livré les restes de deux Renards distincts, un de grande taille que l'on peut rapprocher du Renard vulgaire, l'autre de petite taille, apparenté au Renard polaire.

B. Caractéristiques et distinction du Renard vulgaire actuel et du Renard polaire actuel (tabl. 20, 21, 22, 23)

La morphologie dentaire est strictement liée au caractère plus ou moins tranchant de la dentition suivant que l'on étudie la petite espèce (R. polaire ou R. bleu ou Isatis) ou la grande (R. vulgaire).

Selon Miller (1912), c'est l'étroitesse du talon postérieur de la carnassière inférieure du Renard bleu par rapport à la plus grande longueur de la dent qui est le meilleur critère.

Selon Harlé (1909), le talon de cette même carnassière inférieure tend à devenir unituberculaire chez le Renard polaire; au contraire le talon de la carnassière du Renard vulgaire a trois tubercules.

Wernert (1957) rappelle que Hagmann (1899) les distingue grâce à la morphologie de la seconde molaire inférieure : chez le Renard polaire, les deux cuspides antérieures sont nettement opposées l'une à l'autre, et l'extérieure est la plus développée; chez le Renard vulgaire, cette deuxième molaire est large et ventrue antérieurement, son talon est rétréci vers l'arrière.

1. Comme pour les *Canis* l'indice A s'obtient en effectuant le rapport de la longueur de la carnassière/longueur des deux tuberculeuses supérieures × 100.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20. — *Crânes de Renards actuels*

Mesures	*Vulpes vulpes crucigera* Provence			*Alopex lagopus* Coll. de l'Institut de Pal. Humaine		
	SB-1	SB-2	SB-3	G-19217	48	1129
Longueur maxima	146,5	143,5	143 env.	116,5	125,5	124,8
Largeur maxima de la capsule céphalique	48,2	47,8	46,5	46,5	47,5	44,5
Longueur du palais	74,8	73,2	67,0	57,7	60,0	62,0
Longueur de la rangée dentaire supérieure complète	76,7	76,2	73,0	64,0	66,5	68,2
Plus petite largeur du palais entre les carnassière	24,0	23,0	21,8	21,5	22,5	20,3
Plus petite largeur du palais entre les P^2	16,0	17,0	15,0	15,9	15,2	15,5
Longueur des prémolaires	38,8	42,0	43,0	34,5	37,8	38,0
Longueur des molaires	15,6	15,4	15,2	12,4	12,5	13,3

TABLEAU 22. — *Dents inférieures de Renards actuels*

Mesures	*Vulpes vulpes crucigera* Provence			*Vulpes lagopus* Coll. de l'Institut de Pal. Humaine		
	SB-3	SB-2	SB-1	G-19217	48	1129
Longueur totale de la rangée dentaire	70,1	–	77,5	62,5	65	67,0
Longueur de la mandibule	104,5	107,5	108,0	90	95	97,8
Hauteur des canines au-dessus du collet	15,5	–	–	14,0	13,8	13,5
Hauteur de la branche montante de la mandibule	36,0	35,5	36,3	32,5	32,5	35,0
Hauteur de la mandibule sous M_1	14,5	16,7	17,0	13,2	13,8	14,3
Hauteur de la mandibule sous P_4	12,0	12,7	12,5	9,5	11,9	11,5
Hanteur de la mandibule sous M_2	16,3	15,9	15,5	12,8	12,5	13,5
Longueur des prémolaires	31,3	33,6	34,5	29,0	31,5	31,7
Longueur des molaires	24,9	26,0	27,5	22,0	21,5	23,0
P_1 Longueur	3,5	3,6	–	4 env.	4 env.	4 env.
P_2 Longueur	7,6	8,2	8,5	7,2	7,8	7,5
P_3 Longueur	8,5	9,2	9,3	8,0	8,6	8,2
P_4 Longueur	9,3	10,0	10,2	8,5	9,1	9,2
M_1 Longueur totale	15,0	15,5	16,0	13,3	13,4	14,4
Longueur des deux premiers lobes	9,2	10,3	9,8	8,8	9,6	9,4
Largeur	5,9	6,0	6,3	4,6	5,5	5,1
M_2 Longueur	7,3	6,9	7,5	6,0	5,9	5,9
Largeur	5 env.	4,9	6,8	4 env.	3,8	4,3
M_3 Longueur	3,2	3,5	3 env.	2,8	2,1	3,0
Largeur	3,0	–	–	2,5	2,1	2,8
Indice « B »	142	148	152	150	162	161
Indice « C »	56	66	58	66	81	67

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21. — *Dents supérieures de Renards actuels*

Mesure	*Vulpes vulpes crucigera*											*Vulpes lagopus*				
	Provence			Italie (DEL CAMPANA, 1913)								Laponie (DEL CAMPANA, 1913)		Institut de Paléontologie Humaine (Coll. Rég.)		
	SB-1	SB-2	SB-3	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	G—1921-7	48	1129
P^2 Longueur	8,5	8,8	9,1	8 env.	9 env.	9 env.	7,7	8,5	8,4	7,8	8 env.	7,4	7,8	–	–	–
P^3 Longueur	9,3	–	–	8,5	9,2	9,5	8,5	9,3	9,2	8,3	8,2	8,4	8,8	–	–	–
P^4 Longueur maximale	14,9	14,0	14,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Longueur face externe	13,1	13,2	13,6	12,4	13 env.	–	12,7	13 env.	13,7	12 env.	12 env.	12	12	11,5	10,2	12,5
Largeur	7,0	7,0	6,5	5,3	5,4	–	5,6	6 env.	7,6	5,4	5 env.	6 env.	5,6	6,2	6,6	6,6
M^1 Longueur	9,2	9,0	10,1	9 env.	9 env.	9,5	9,6	10 env.	10 env.	9 env.	9,8	8	9 env.	8,0	8,9	8,2
Largeur	11,5	11,4	11,8	10,8	10,6	11,3	10,5	12 env.	11,8	10 env.	10 env.	10 env.	10 env.	10,2	10,2	10,4
M^2 Longueur	6,1	5,6	5,4	5,4	5,4	5,8	5 env.	6 env.	6,6	5 env.	5,5	4,8	4,5	4,9	4,6	4,7
Largeur	9,1	8,3	8,6	7,2	7,2	8,3	8 env.	8 env.	8,5	7,5	8 env.	7 env.	6,7	7,3	6,1	7,2
Indice A	86	85	87	86	90	–	86	81	82	85	78	93	88	92	97	93

Source : MNHN, Paris

M. Boule (1927) essaye de mieux définir la dentition tranchante du Renard bleu et constate que « la longueur de la carnassière supérieure égale sensiblement la longueur totale des deux tuberculeuses supérieures, tandis que chez le Renard vulgaire, la carnassière est toujours notablement plus courte » (indice A). Cet auteur applique la même méthode d'étude pour la dentition inférieure, mais le rapport longueur carnassière inférieure × 100/longueur des tuberculeuses inférieures (indice B) ne donne pas de différence nette entre les deux espèces; il emploie alors un rapport plus biologique : longueur des deux premiers lobes de la carnassière inférieure × 100/longueur du talon de la carnassière inférieure + longueur des deux tuberculeuses (indice C) : la différence entre le Renard commun et le Renard bleu devient alors visible (fig. 22).

Ce que l'on peut reprocher à la méthode de M. Boule est de n'avoir pas été appliquée sur suffisamment d'éléments pour montrer s'il y a vraiment un hiatus entre les indices obtenus sur chaque espèce. C'est ainsi que j'ai été amenée, sur mon matériel de comparaison actuel, à effectuer les trois indices préconisés par M. Boule et à les calculer grâce aux données numériques de certains auteurs lorsque ceci était possible.

Il devient alors rapidement visible que, sur plusieurs individus, ces trois indices présentent une zone de chevauchement autour de 90 pour l'indice A, de 150 pour l'indice B, de 68 pour l'indice C. On ne peut donc pas leur accorder une valeur spécifique, mais ils restent néanmoins des éléments de discrimination non négligeables.

B. Lange (1966) a montré que l'on peut distinguer le Renard polaire du Renard vulgaire par la différence de largeur existant entre le talonide de la carnassière et celle de la M_2; il semble que cette différence soit inférieure à 0,4 mm chez le Renard vulgaire et supérieure à 0,7 mm sur les Isatis.

Enfin, F. E. Koby (1959) a mis en évidence quelques critères purement métriques qui peuvent être utilisés pour la détermination. Le Renard bleu est de taille plus réduite que le Renard vulgaire mais il existe une zone de chevauchement à peu près inévitable pour toutes les mensurations.

Pour la carnassière supérieure, le chevauchement se situe entre 11 mm et 12,2 mm; pour la longueur de la mandibule entre 93,5 et 97,4 mm; la longueur des dents jugales inférieures n'est pas caractéristique entre 12,7 mm et 13,3 mm ni celle de la deuxième molaire entre 6,1 et 6,5 mm. Seule la longueur des dents jugales supérieures paraît être utilisable sans erreur : chez le Renard vulgaire, elle oscille entre 49,3 et 57,5 mm, chez le Renard polaire entre 40 et 47 mm.

Ces zones de chevauchement que l'on rencontre sur presque toutes les mesures des Renards actuels, sont dues à ce qu'à côté de la sous-espèce *V. vulpes vulpes* de forte taille, localisée dans la péninsule scandinave, la sous-espèce *V. vulpes crucigera* dont l'habitat s'étend depuis la Baltique et l'Irlande jusqu'aux Pyrénées est de taille plus réduite. D'après Miller (1912), la sous-espèce *crucigera* se distingue par sa petite taille, sa dentition grêle et ses prémolaires non jointives.

TABLEAU 23. — *Mesures extrêmes des dents de Renards des différentes espèces et sous-espèces actuelles*

Mesures	*A. Spitsbergenensis*	D'après MILLER (1912)			D'après F. E. KOBY (1959)	
		A. lagopus	*V. vulpes crucigera*	*V. Vulpes vulpes*	*Vulpes vulpes crucigera*	*Alopex lagopus*
Longueur du crâne.....	114,0–120,2	120,6–128,0	126,6–154,0	135,4–155,0	–	–
Longueur de la rangée dentaire supérieure...	50,2– 54,4	54,6– 59,4	58,2– 68,8	61,2– 74,0	49,3–57,5	40,0–47,0
Longueur de la rangée deataire mandibulaire.	56,0– 60,0	59,8– 65,0	65,0– 78,0	69,6– 84,8	53,0–69,0	45,3–52,8
Carnassière supérieure						
Longueur (1).....	12,2– 13,6	13,2– 14,2	13,0– 16,2	14,2– 17,0	11,0–17,0	10,1–12,2
Largeur.....	5,6– 6,6	6,2– 7,2	5,4– 8,4	7,2– 8,8	–	–
M^1 Longueur.....	7,2– 8,2	8,0– 9,0	8,8– 10,8	9,8– 11,2	–	–
Largeur.....	8,6– 9,4	9,4– 10,2	9,6– 12,2	11,0– 14,2	–	–
Carnassière inférieure						
Longueur.....	12,6– 13,2	13,8– 15,4	14,6– 17,8	13,4– 16,8	13,3– 17,5	12,7– 14,0
Largeur.....	4,4– 5,0	4,6– 5,2	5,8– 6,4	4,8– 6,0	–	–

(1) Mesures prises face externe.

Source : MNHN, Paris

Malgré certaines difficultés, il est cependant facile de différencier les deux espèces au Würmien car le Renard vulgaire fossile du Quaternaire supérieur appartient à la sous-espèce *V. vulpes vulpes* et est de forte taille.

A la grotte de l'Escale, le Renard vulgaire ne correspond pas exactement à *Vulpes vulpes vulpes* et il m'a paru nécessaire d'en faire une sous-espèce particulière.

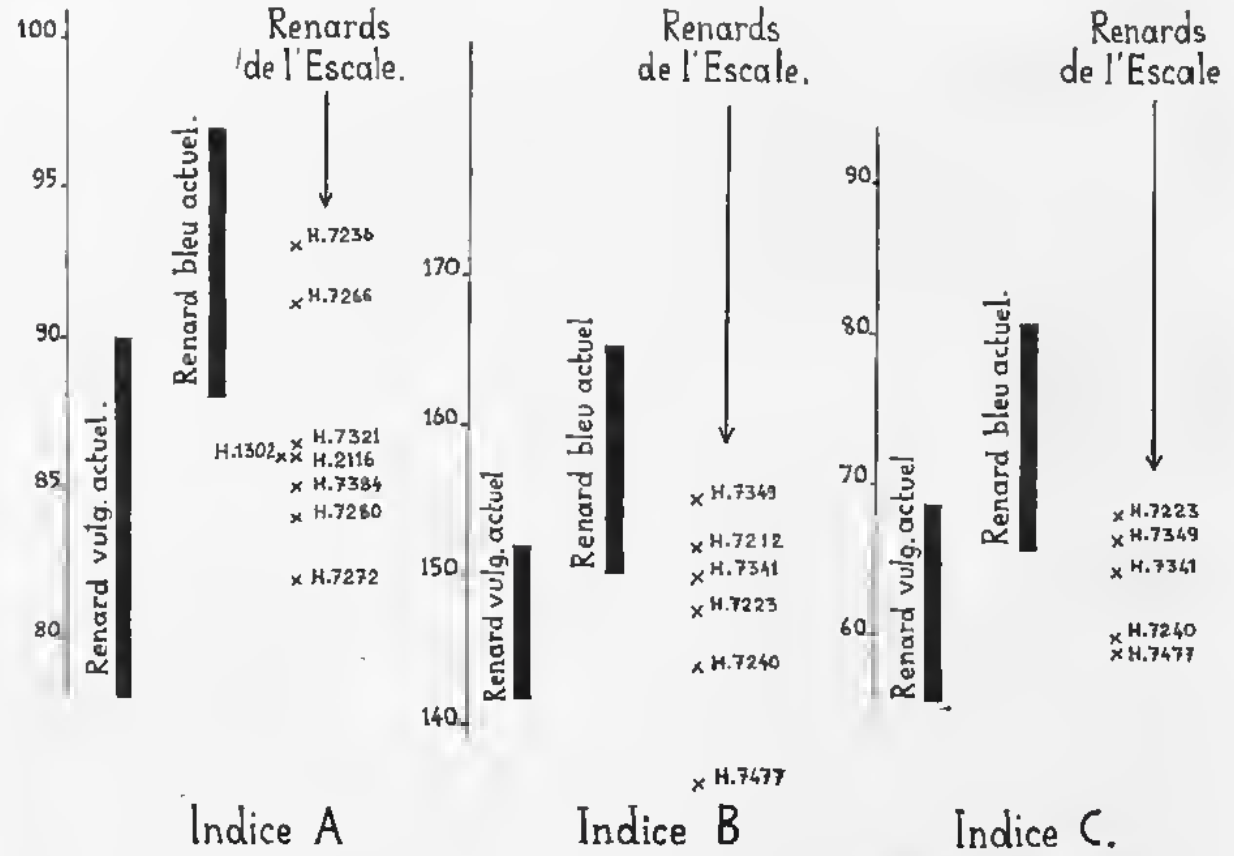


FIG. 22. — Répartition des indices dentaires des Renards de l'Escale comparée à celle des espèces actuelles

VULPES VULPES L. *JANSONI* n. ssp.

Tableaux 24, 25, 26, 31, 32, 33, 34, 35, 36.
Planche VIII.

A. Matériel étudié

Restes d'au moins 7 individus.

1. *Crânes et mâchoires supérieures.*

H-1302: crâne aplati dorso-ventralement qui porte une dentition complète sauf les incisives et les canines. Adulte âgé.
H-2114: fragment de mâchoire supérieure droite avec la carnassière et les deux tuberculeuses. Adulte.
H-7272: fragment de mâchoire supérieure gauche qui porte P^2, P^3, P^4, M^1 et M^2. Adulte.
H-7280: crâne cassé au niveau de la capsule céphalique. La mandibule est imbriquée dans la dentition supérieure et il est impossible de la dégager. Adulte.
H-7384: crâne complet dont la boîte crânienne est enfoncée. Il porte la carnassière et les deux tuberculeuses de chaque côté. Adulte.
H-7621: crâne assez écrasé dorso-ventralement mais dont la face inférieure est presque complète sauf l'extrémité antérieure du museau. Il porte la carnassière et les deux tuberculeuses, de chaque côté. Adulte.

Source : MNHN, Paris

Dents supérieures isolées.

H-3165: carnassière droite.
H-3389: carnassière gauche.
H-3390: M^2 gauche.
H-3436: M^1 droite.
H-7549: carnassière droite.

2. *Mandibules.*

B-36 : demi-mandibule gauche qui porte : canine, P_1, P_3, P_2 et M_2. Branche montante cassée.. Adulte.
H-933 : demi-mandibule droite qui porte les 4 prémolaires. Branche horizontale cassée en arrière de la carnassière. Adulte âgé.
H-1689: demi-mandibule droite qui porte P_3, P_4 et la carnassière. Branche montante cassée. Adulte âgé.
H-7212: demi-mandibule droite qui porte M_2 seule. Branche montante cassée. Adulte.
H-7240: demi-mandibule gauche qui porte toutes les dents sauf les incisives et P_1. Branche montante cassée. Adulte âgé.
H-7382: demi-mandibule droite qui porte P_2, P_3, P_4 et M_1. Branche montante cassée et demi-mandibule gauche avec P_1 et P_2 et la partie antérieure de P_4. Branche horizontale cassée au niveau de P_4. Adulte.
H-7476: demi-mandibule gauche qui porte M_1 et M_2. Adulte.
H-7477: demi-mandibule gauche qui porte P_3, P_4, M_1, M_2 et M_3. Branche montante incomplète. Adulte âgé.
H-7552: fragment de mandibule qui porte la carnassière et M_1 gauche. Adulte.

Dents inférieures isolées.

H-2741: P_2 gauche.
H-7267: M_2 gauche.
H-7383: carnassière gauche.
H-7485: P_3 droite.
H-7543: P_3 gauche.

B. Étude des crânes et des dents

1. *Crâne et dentitions supérieures* (tableaux 24 et 25).

Je dispose de quatre crânes plus ou moins déformés dorsoventralement; le crâne H-7280 dont l'avant est le mieux conservé, présente un aspect très comparable à celui du Renard vulgaire actuel.

Le museau est fin et allongé; la naissance de la capsule céphalique est large et carénée, on peut distinguer sur H-1302 une crête occipitale (mâle?). L'aspect général les différencie du museau court et de l'arrière-crâne presque globuleux du Renard polaire. Le crâne mesure 145 mm et le palais 77 mm ce qui est comparable à ce que l'on trouve sur la sous-espèce actuelle *V. vulpes crucigera*. Sur aucun crâne, ni sur aucune mâchoire supérieure, la canine et la première prémolaire ne sont conservées.

P^2 et P^3 sont longues, sans denticule postérieur visible; d'après les alvéoles on peut voir que les trois prémolaires antérieures étaient séparées par un léger diastème.

La carnassière est caractérisée par un talon bien net projeté vers l'avant et disposé à l'oblique. Le protocône est haut et pointu, le métacône tranchant. Par rapport à la carnassière supérieure du Renard vulgaire actuel le talon est beaucoup plus individualisé, ce qui donne une largeur antérieure plus importante chez le fossile.

La première tuberculeuse (M^1) est jointive avec la carnassière supérieure d'une part et la M^2 d'autre part; elle est de forme triangulaire, son bord postérieur est arqué, le paracône et le métacône sont acérés, cernés du côté lingual par un fort cingulum, le protocône est fort, le métacônule bien visible, enfin l'hypocône redressé est fonctionnel.

La deuxième tuberculeuse (M^2) est de volume assez variable mais elle comporte toujours un paracône, un métacône et un protocône situés à la même hauteur et un hypocône plus développé que son homologue chez le Renard vulgaire actuel.

La principale différence entre le Renard vulgaire actuel (*Vulpes vulpes crucigera*) et le Renard vulgaire mindélien porte sur le développement du talon de la carnassière supérieure qui est plus important sur l'animal fossile.

Au point de vue métrique, la longueur de la rangée dentaire supérieure est de l'ordre de 58,8 - 59 mm et entre dans les variations (58,2 - 68,8 mm) de la sous-espèce *crucigera* en se localisant aux valeurs extrêmes inférieures.

La longueur de la carnassière supérieure varie entre 13,3 et 14,5 mm ce qui se situe aussi aux limites inférieures observées par Miller sur le *V. vulpes crucigera* (13,0-16,2 mm). La longueur externe de cette même carnassière (12,3-14,1 mm) est aussi à la limite inférieure des marges de variations observées par F. E. Koby (11-17 mm) sur le Renard vulgaire actuel, et nettement inférieure aux 14 mm de longueur moyenne qu'il observe sur le Renard würmien. Pour les M^2, on peut les comparer aux éléments actuels d'Italie et de Provence : 5,5 - 6,0 mm de longueur à l'Escale contre 5,0 - 6,6 mm en Italie par exemple, et 7,5 mm - 8,6 mm de largeur contre 7,2 - 9,1 mm.

Source : MNHN, Paris

Toutes ces mesures sont plus faibles que sur le *Vulpes vulpes vulpes* actuel et fossile (Koby, 1959) et sont en général localisées aux marges inférieures du *Vulpes vulpes crucigera* actuel. Il faut cependant signaler la particulière robustesse de la P^3 qui atteint à l'Escale 9,7 mm au lieu de 9,5 mm, valeur maximum observée sur les exemplaires actuels italiens.

TABLEAU 24. — *Crânes de* Vulpes vulpes *du Quaternaire moyen du Sud-Est de la France*

Mesures	Grotte de l'Escale				Lunel-Viel
	H-1302	H-7280	H-7384	H-7621	3-3414
Longueur maximale	145 env.	–	–	–	–
Largeur entre les processus orbitaires	36,9	35,5	–	–	37,5
Largeur du museau prise transversalement aux canines	–	24,9	–	22 env.	–
Longueur du palais	71,0	–	–	–	–
Longueur de la rangée dentaire complète	77,5	–	–	–	–
Longueur des prémolaires	44 env.	43,5	–	41 env.	–
Longueur des molaires	15 env.	15,3	15,0	14,4	15,1
Longueur P^1-M^2	59 env.	58,8	–	–	–
Plus petite largeur du palais mesurée entre les carnassières	21.5	–	23,8	20 env.	21,0
Longueur maximale de la carnassière	14,0	–	14,5	13,8	13,9
Longueur externe de la carnassière	13,4	13,0	12,8	13,2	13,2
Largeur de la carnassière	7,5	–	6,3	6,2	6,9
Longueur M^1	9,2	9,5	9,3	9,7	9,7
Largeur M^1	10,5	10,5	12,2	12,4	12,5
Longueur M^2	5,8	5,5	5,6	5,6	5,2
Largeur M^2	–	8,4	8,4	8,6	8,5
Longueur P^3	9,7	9,3	–	–	9,0
Longueur P^2	9,1	8,2	–	–	8,9
Longueur P^1	–	4,7	–	–	–
Diastème C-P^1	–	4,0	–	–	–
Indice A	89	84	85	86	88

2. *Mandibules et dentitions inférieures* (tableau 26).

L'os mandibulaire ne présente aucune caractéristique particulière.

La canine est grêle.

Les prémolaires sont toutes jointives : on remarque immédiatement la robustesse de P_2 (autour de 9 mm) et de P_3 (autour de 9,5 mm) beaucoup plus puissantes que sur les exemplaires de *Vulpes vulpes crucigera* que j'ai à ma disposition. La P_3, comme chez le Renard vulgaire, présente un denticule postérieur normalement développé, ce qui l'oppose à la même dent du Renard bleu qui n'a pas en général de denticule postérieur.

La carnassière porte un paraconide et un protoconide hauts et puissants, un métaconide net quand la dent n'est pas usée, un talon bicuspide et souvent la trace d'un métastylide.

La première tuberculeuse est très gonflée antérieurement ; le protoconide et le métaconide sont rejetés légèrement du côté labial ; dans tous les cas le cingulum externe est bien développé.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 25. — *Dentitions supérieures et dents isolées de* Vulpes vulpes jansoni (*grotte de l'Escale*)

Mesures	H-2116	H-3165	H-3389	H-3390	H-3436	H-7272	H-7384	H-762
Longueur maximum de la carnassière..	14,1	–	13,6	–	–	13,3	14,5	13,8
Longueur externe de la carnassière...	13,0	14,1	13,1	–	–	12,3	12,8	13,2
Largeur de la carnassière.....	7,4	–	6,5	–	–	–	6,3	6,2
Longueur M^1.....	9,3	–	–	–	9,0	9,1	9,3	9,7
Largeur M^1.....	11,8	–	–	–	10,5	11,8	12,2	12,4
Longueur M^2.....	5,8	–	–	6,0	–	5,5	5,6	5,6
Largeur M^2.....	8,5	–	–	7,5	–	8,4	8,4	8,6
Indice « A ».....	86	–	–	–	–	82	85	86

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 26. — *Mandibules et dents inférieures de* Vulpes vulpes jansoni (*grotte de l'Escale*)

Mesures	B-36	H-933	H-1689	H-7212	H-7240	H-(base) 7382		H-7476	H-7477	H-7552
						Droite	Gauche			
Longueur totale de la rangée dentaire.....	68 env.	–	–	–	–	–	–	–	72 env.	–
Longueur totale de la mandibule.....	96 env.	–	–	–	–	–	–	100 env.	103 env.	–
Hauteur des canines au-dessus du collet...	13,3	–	–	–	12,5	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous la carnassière.	13,0	11,8	15,9	13,5	16,5	–	15,2	14,5	16,5	–
Hauteur de la mandibule sous P_1.....	10,8	–	–	11,5	–	–	10,8	10,8	12,1	–
Hauteur de la mandibule sous M_2.....	13,2	–	–	14,0	15,2	–	–	13,9	16,9	–
Longueur des prémolaires.....	33 env.	34,5	–	34,8	34 env.	–	33,9	33,1	34,2	–
Longueur des molaires.....	–	–	–	26,3	26,9	–	–	25,5	27,0	–
Longueur P_1-M_2.....	–	–	–	60,0	59,0	–	60 env.	58 env.	59,9	–
Longueur de la carnassière.....	–	–	15,0	15,3	15,6	–	15,5	15,2	16,9	–
Longueur des deux premiers lobes.....	–	–	10,0	–	10 env.	–	10,4	9,4	10,8	–
Largeur de la carnassière.....	–	–	5,9	–	5,9	–	6,1	5,0	6,2	–
Longueur P_1.....	3,9	4,0	–	–	–	4,1	–	5,0	–	5,5
Longueur P_2.....	8,5	8,2	8,9	–	9,3	8,6	9,1	–	–	–
Longueur P_3.....	8,6	9,0	–	–	9,8	9,5	9,5	–	9,5	–
Longueur P_4.....	–	9,6	–	–	9,5	–	10,5	–	10,2	–
Longueur × largeur M_2.....	7,1 × 5,4	–	–	6,5 × 5,0	7,6 × 5,6	–	–	7,7 × 5,4	8,8 × 6,4	8,5 × 5,5
Longueur × largeur M_3.....	–	–	–	3,6 env.	3,4 × 3,4	–	–	–	3,6 × 3,4	–
Indice « B ».....	–	–	–	–	141,0	–	–	–	136	–
Indice « C ».....	–	–	–	151	60	–	–	–	59	–

0 564019 6

Source : MNHN, Paris

La deuxième tuberculeuse est forte, elle est plus grosse que celle des Renards vulgaires de type *crucigera*. Le protoconide et le métaconide, disposés face à face sont de grosseur comparable, le bourrelet antéro-externe est souvent moins développé que sur le Renard vulgaire actuel, ce qui donne à la dent une forme plus rectangulaire sur le fossile.

Au point de vue métrique, la longueur des dents jugales inférieures est de l'ordre de 58 à 60 mm. Ceci permet de ranger comme appartenant à *Vulpes vulpes* deux demi-mandibules (H-933 et H-1689) dont les dents sont très usées.

Sur les Renards actuels (*crucigera*) Koby observe 59,1 mm de longueur et moi-même 58,5 mm sur des Renards de Provence. Par contre, à la Vache, sur des Renards magdaléniens, Koby trouve 61,9 mm de moyenne, et 62,1 mm à Soyons sur des Renards contemporains du Moustérien et de l'Aurignacien; ces Renards fossiles appartiennent à la sous-espèce *Vulpes vulpes vulpes*, ce qui explique leur forte taille.

La carnassière inférieure des Renards vulgaires de l'Escale mesure 15 - 15,2 - 15,3 - 15,5 - 15,6 et 16,9 mm, ce qui à la rigueur pourrait correspondre aux valeurs les plus basses enregistrées sur les Renards würmiens (15 mm à La Vache et à Cotencher), mais cela se rapproche plus des valeurs moyennes observées sur le *crucigera* actuel : 15,1 mm par Miller, 15,3 mm par Kormos et 15 mm par Koby.

La longueur de la deuxième molaire varie entre 6,5 et 8,8 mm ce qui paraît aussi assez comparable aux mesures données par Koby pour les Renards actuels (6,9 - 7,5 mm), mais est localisé à la limite inférieure de ce qu'il trouve sur les Renards fossiles : 7,5 mm à La Vache, 7,8 mm à Soyons; certains éléments de l'Escale atteignent ces valeurs.

La dentition inférieure paraît donc se rapprocher de la taille de la sous-espèce *crucigera* mais son aspect général est plus massif.

Le critère métrique est également très important pour déterminer les dents isolées : les prémolaires que j'ai classées avec cette espèce sont toutes d'assez forte taille et présentent un tranchant antérieur en pente douce; certaines, comme H-7543, possèdent un fort denticule postérieur. Une carnassière inférieure gauche présente un endoconide très développé; enfin, une M_2 qui possède un cingulum antéro-externe bien visible se classe assez facilement avec les éléments de Renard vulgaire.

C. Le squelette postcrânien

La plupart des restes de squelette ont été trouvés dans les cailloutis rouges de la couche H, au cours de la campagne de fouilles de l'été 1966. A peu près tout le squelette est représenté.

1. *Humérus* (Tabl. 31) : rien ne distingue morphologiquement les quatre humérus complets de l'Escale de ceux des squelettes complets des Renards actuels de Provence. La diaphyse est seulement un peu plus grêle chez le fossile. Au point de vue métrique, par contre, le grand Renard de l'Escale possède des humérus en général un peu plus longs avec des articulations proximales un peu moins massives et une diaphyse plus mince que chez le Renard actuel.

2. *Radius* (Tabl. 32) : les grands radius de Vulpidés de l'Escale sont typiquement de Renard vulgaire et comparables, au point de vue métrique, à ceux (actuels) de la Sainte-Baume [1]. Ils se distinguent de ceux de la petite espèce de l'Escale par une diaphyse massive et beaucoup plus rectiligne, une tubérosité bicipitale plus forte et une surface articulaire distale plus large.

3. *Cubitus* (Tabl. 33) : le problème de la détermination sur des extrémités proximales et sur l'olécrâne m'a amenée à mesurer la largeur maxima prise transversalement aux deux faces articulaires en relation avec le radius, et la hauteur médiane de l'olécrâne; le cubitus de Renard vulgaire se caractérise par une diaphyse relativement épaisse qui s'amincit très progressivement vers le haut. La plupart des cubitus récoltés appartiennent au Renard vulgaire. Le seul cubitus complet est comparable à celui des Renards de la Sainte-Baume.

4. *Les métacarpiens* : ils appartiennent à H-7382 dont de nombreux éléments ont été trouvés en connexion; il s'agit d'un troisième métacarpien droit qui mesure 47 mm, du deuxième métacarpien gauche (40,3 mm) et d'un cinquième métacarpien gauche (39,2 mm); ils ont tous les trois une diaphyse plus fine que les éléments actuels.

5. Un *bassin* (H-7448) trouvés en deux éléments et un fragment (H-996) paraissent proches de celui du Renard polaire.

6. *Fémur* (Tabl. 34) : en dehors de la taille, le fémur de Renard vulgaire se distingue de celui du Renard polaire par une tête fémorale moins individualisée du corps de l'os et moins globuleuse et surtout un grand trochanter plus important. Dans les deux espèces, la diaphyse est arquée et s'élargit à l'extrémité distale qui porte une gouttière rotulienne à bords légèrement asymétriques. Au point de vue métrique, il semble que les grands fémurs de l'Escale sont un peu plus frêles que ceux des Renards actuels de Provence.

7. *Tibia* (Tabl. 35, fig. 25,1) : deux tibias complets, trois extrémités distales et une extrémité proximale appartiennent au *Vulpes vulpes* : la diaphyse dans sa partie inférieure a tendance à présenter un aplatissement dorso-ventral et l'extrémité distale se gonfle assez progressivement; le plateau tibial présente des reliefs plus mous que chez le Renard polaire. Au point de vue métrique, il semble que l'extrémité proximale et la diaphyse sont moins larges que sur l'espèce actuelle.

1. Chaînon montagneux de la Provence occidentale.

Source : MNHN, Paris

8. *Calcanéum* (Tabl. 36) : cinq calcanéums complets sont d'une taille assez comparable à ceux du Renard vulgaire actuel de Provence; ils sont plus massifs que ceux du Renard polaire.

9. *Astragales* (Tabl. 36) : sur trois astragales, deux d'entre eux proviennent du même squelette et se rapprochent de ceux du Renard vulgaire actuel. Par rapport au Renard polaire, le col de l'astragale du Renard vulgaire est relativement large et la tête qui porte la face articulaire en relation avec le naviculaire est dans l'axe du bord interne de l'os; celle-ci déborde nettement du côté interne chez le petit Renard polaire.

10. *Une patte arrière* dont les os ont été trouvée en connexion (H-7382) a fourni des os longs complets qui ont servi en partie à faire l'étude ci-dessus; en particulier, il y a deux naviculaires, un cuboïde malheureusement incomplet et cassé, un troisième cunéiforme; la plupart des métapodes sont cassés mais le troisième et le quatrième métatarsien sont complets et mesurent respectivement 61,9 *mm* et 63,3 mm. Les naviculaires sont moins massifs que ceux du Renard vulgaire actuel; la face articulaire supérieure pour l'astragale est un peu moins allongée transversalement; quant au troisième cunéiforme, il est moins gros et plus mince que son équivalent actuel.

11. Les phalanges des pattes avant et arrière trouvées mélangées sont impossibles à déterminer.

D. Caractères sous-spécifiques du Renard vulgaire de la grotte de l'Escale

Il est évident que le grand Renard de l'Escale est un Renard vulgaire : *Vulpes vulpes*, les détails notés ci-dessous ne sont que d'ordre sous-spécifique et le différencient de la sous-espèce actuelle *crucigera* dont il possède la taille : l'étalement des mesures chez l'espèce actuelle ne se retrouve pas chez le fossile; l'animal de l'Escale se localise à la marge inférieure de variations de la sous-espèce actuelle et possède un squelette un peu plus gracile; par contre, les prémolaires supérieures et inférieures sont plus puissantes chez l'animal fossile et sur la mandibule, les dents ont tendance à être plus jointives que sur l'espèce actuelle.

Il me semble logique de considérer l'espèce fossile comme l'ancêtre du vrai Renard (*Vulpes vulpes vulpes*) et non comme appartenant au *Vulpes vulpes crucigera*. Ceci ne donne d'ailleurs que plus de poids à l'hypothèse émise par Koby (1952) selon laquelle la sous-espèce *crucigera* ne serait qu'une « dégénérescence » sur place, due à un climat moins rude, de certains individus de la race typique conservée dans des régions plus septentrionales. On peut ajouter pour renforcer cette hypothèse que les os longs de *Vulpes vulpes crucigera* ont la massivité de ceux de *Vulpes vulpes vulpes* mais sont de plus petite taille.

Je pense nécessaire de ranger le grand Renard de l'Escale dans une sous-espèce spéciale, *Vulpes vulpes jansoni* dont les caractères principaux sont les suivants : taille générale comparable à celle des Renards actuels appartenant à la sous-espèce *crucigera;* le crâne est celui d'un Renard vulgaire (s. l.) et possède un museau fin et allongé. Les canines paraissent moins hautes que sur les Renards actuels; les prémolaires supérieures et inférieures sont robustes et les inférieures sont le plus souvent jointives, jamais aussi espacées que chez le *Vulpes crucigera*. Le talon de la carnassière inférieure est bien individualisé et plus puissant que chez ce dernier; l'hypocône des tuberculeuses supérieures est bien développé. A la mandibule, la P_3 possède ou non un denticule postérieur; la M_1 a un hourrelet antéro-externe dont le développement est variable. Les indices dentaires sont situés dans la zone des variations observées sur le Renard vulgaire actuel.

Les os longs dénotent, à taille égale avec le *Vulpes crucigera* actuel, un squelette moins massif; ceci est visible sur les humérus et les fémurs à diaphyse particulièrement grêle.

E. Comparaisons

On ne peut que constater l'absence complète de Renards vulgaires au Quaternaire moyen dans les gisements allemands : Mosbach, Süssenborn, Voigstedt. Absent aussi en France, à Abbeville dans le gisement de la Porte du Bois. Le seul site probablement d'âge quaternaire moyen ayant fourni des restes de Renards vulgaires est Nagyharsanyberg où Kormos (1932) décrit un Renard probablement du type Renard vulgaire (*Vulpes vulpes?*) dont les restes sont très rares mais qui ne peut s'identifier à aucune sous-espèce actuelle; il s'agit de la région symphysaire d'une demi-mandibule gauche avec les alvéoles de la canine et celles des deux prémolaires antérieures, chez laquelle l'alvéole de P_1 mesure 4 mm et celles de P_2, 8,1 mm. Ces mesures sont très proches de celles de l'animal de l'Escale. Dans son travail de 1956, M. Kretzoi précise que ce fossile provient de Nagyharsanyberg 4 que l'étude paléontologique des Rongeurs permet d'attribuer au Biharien.

F. Origine

L'animal de l'Escale porte encore quelques caractères que l'on ne retrouve pas chez ses descendants : la force du talon de la carnassière supérieure et le développement de l'hypocône des tuberculeuses supérieures. Comme nous l'avons déjà vu en faisant l'étude du genre *Canis*, ces deux faits dénotent une dentition à carac-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 27. — *Dentition de* Vulpes donnezani, *le Renard pliocène du Roussillon*

Mesure	Faculté des Sciences de Lyon							Muséum de Lyon				
	41-180	41-181	40-937	40-936	40-935	40-933	40-934	Pp36	Pp35	Pp39	Pp37	Pp38
Dentition supérieure												
Longueur maximum de la carnassière	13,2	–	–	–	13,9	–	–	13,9	–	–	–	–
Longueur externe	12,1	–	–	–	13,5	–	–	13,2	13,0	–	–	–
Largeur	6,2	–	–	–	7,1	–	–	6,2	7,5	–	–	–
M^1 Longueur	10 env.	–	–	–	–	–	–	10,5	10,0	–	–	–
Largeur	11,2	–	–	–	–	–	–	13,1	12,2	–	–	–
M^2 Longueur	–	7,0	–	–	–	–	–	7,5	7,2	–	–	–
Largeur	–	8,7	–	–	–	–	–	9,4	10,0	–	–	–
P^3 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	8,5	–	–	–	–
P^2 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	7,0	–	–	–	–
P^1 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	4,5	–	–	–	–
Indice « A »	–	–	–	–	–	–	–	73	75	–	–	–
Dentition inférieure												
Carnassière Longueur	–	–	14,8	16,1	–	17,1	–	–	–	16,5	14,5	17,1
Carnassière Largeur	–	–	6,0	6,1	–	–	–	–	–	6,5	6,0	–
Longueur des prémolaires	–	–	–	–	–	34,5	–	–	–	–	–	–
Longueur des molaires	–	–	–	–	–	31,0	–	–	–	–	–	–
P_1 Longueur	–	–	–	–	–	4,1	–	–	–	4,5	–	–
P_2 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7,5	–	–
P_3 Longueur	–	–	–	–	–	8,3	–	–	–	8,5	7,0	–
P_4 Longueur	–	–	–	–	–	10,5	–	–	–	10,2	9,5	–
M_2 Longueur	–	–	–	–	–	9,0	8,8	–	–	8,5	8,6	9,2
Largeur	–	–	–	–	–	6,8	6,4	–	–	–	5,9	6,4
M_3 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,5
Largeur	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5,0

Source : MNHN, Paris

tère un peu plus « broyeur » que chez l'espèce actuelle. On peut penser qu'en remontant dans le temps, on doit retrouver ces mêmes caractères encore plus visibles, accompagnés d'autres qui les renforcent. Comme je l'ai expliqué plus haut, je pense que les Canidés du Pliocène de Perpignan appartiennent au genre *Vulpes* bien qu'ils possèdent, par rapport aux espèces actuelles, une véritable hypertrophie des tuberculeuses.

Ch. Depéret dans son étude de 1890 l'avait bien remarqué et notait en outre « la force du talon antéro-interne de la carnassière supérieure et un peu plus d'épaisseur du talon de la carnassière inférieure ». Cet ensemble de faits convergent dans le sens d'une dentition plus strictement broyeuse.

Si nous comparons les mensurations des Canidés de Perpignan à celles des Renards de l'Escale, nous constatons qu'elles sont proches (Tabl. 27) : en ce qui concerne les dentitions supérieures, l'indice « A » est inférieur sur les Renards de Perpignan à celui observé sur les Renards vulgaires de l'Escale. La longueur externe de la carnassière supérieure qui varie entre 12,1 mm et 13,5 mm est semblable à celle observée à l'Escale, mais la M^1 mesure à Perpignan 10 mm ou plus, la M^2 est supérieure à 7 mm; à l'Escale la M^1 est inférieure à 10 mm (entre 9,0 et 9,7 mm,) la M_2 inférieure à 6 mm (entre 5,2 mm et 6,0 mm).

La longueur des molaires inférieures est de 31 mm à Perpignan, elle atteint 27 mm à l'Escale; la M_2 varie entre 8 et 9 mm alors qu'elle varie entre 6,5 et 8,8 mm à l'Escale.

En 1952, de Villalta décrit une mandibule de Canidé à Villaroya qu'il rapporte à l'espèce du Roussillon; ses mesures sont aussi assez proches de celles de l'Escale : la longueur des molaires inférieures est de 30 mm, l'alvéole de M_2 mesure 8,4 mm et celle de M_3 4 mm; par contre, la carnassière est plus forte et atteint 18,2 mm.

Aucun fait saillant relatif à la dentition ne s'oppose à ce que l'animal de Perpignan ait pu donner le Renard vulgaire actuel; il faut seulement admettre alors une diminution des tuberculeuses.

Autant qu'il est possible de juger d'après quelques os longs déposés au Muséum de Lyon, l'animal de Perpignan devait avoir une stature comparable à celle des Renards vulgaires de l'Escale; mais il serait intéressant de connaître mieux le squelette du Renard Pliocène pour pouvoir être certain de sa filiation avec le Renard Quaternaire [1].

VULPES VULPES L.

Tableaux 20, 21, 22, 31, 32, 33, 34, 35.

Évolution générale à la fin du Quaternaire moyen et au Quaternaire supérieur

1. *Le Renard du Mindel-Riss* (fig. 24,1).

Le matériel paléontologique relatif aux Vulpidés du Mindel-Riss est très pauvre. Les fouilles de 1966 ont permis d'exhumer à Lunel-Viel (Mindel-Riss) un crâne (3-3426) presque complet auquel ne manque que la partie antérieure du museau; il porte la carnassière et les deux tuberculeuses de chaque côté, P^3 et P^2 droites.

Les prémolaires antérieures sont identiques à celles de l'Escale. La carnassière présente un talon assez net déjà un peu entamé par l'usure. Les tuberculeuses sont puissantes, la M^1 est comparable à celle des grands Renards de l'Escale, par contre la M^2 apparaît comme moins longue et donc un peu moins développée qu'à l'Escale. Il apparaît que l'hypocône de la M^1 devait être assez développé; par contre celui de la M^2 est un peu plus réduit.

Les os longs sont rares : deux radius dont l'un (3-371) mesure 115,2 mm, l'autre provient des collections Marcel de Serres de Montpellier et mesure 107,5 mm. Celui de la couche 3 apparaît comme un peu plus long et un peu plus fort que ceux du Renard vulgaire de l'Escale.

Deux extrémités proximales de fémurs sont au point de vue métrique apparemment comparables. En réalité, il s'agit d'un matériel insuffisant pour déterminer leur appartenance sous-spécifique de façon certaine.

Il s'agit, à Lunel-Viel, certainement d'un Renard vulgaire (*Vulpes vulpes*) mais probablement un peu plus fort qu'à l'Escale.

1. Des études récentes [B. Kurten, 1965, The Carnivora of the Palestine caves. *Act. zool. fenn.* 107. — R. Martin, 1971, Les affinités de *Nyctereutes megamastoïdes* (Pomel) canidé du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme, France), *Palaeovertebrata*, vol. 4, fasc. 2] considèrent le Canidé de Perpignan comme un représentant Pliocène du genre *Nyctereutes*. Dans cette optique, *N. donnezani* tiendrait ses caractères alopecoïdes d'un ancêtre (inconnu) commun aux deux genres (*Vulpes* et *Nyctereutes*). Avant de pousser plus avant cette théorie, il me paraît nécessaire de vérifier si la réciproque se rencontre sur les représentants du genre *Vulpes* d'âge pliocène et de rechercher la présence réelle de cette souche commune.

Source : MNHN, Paris

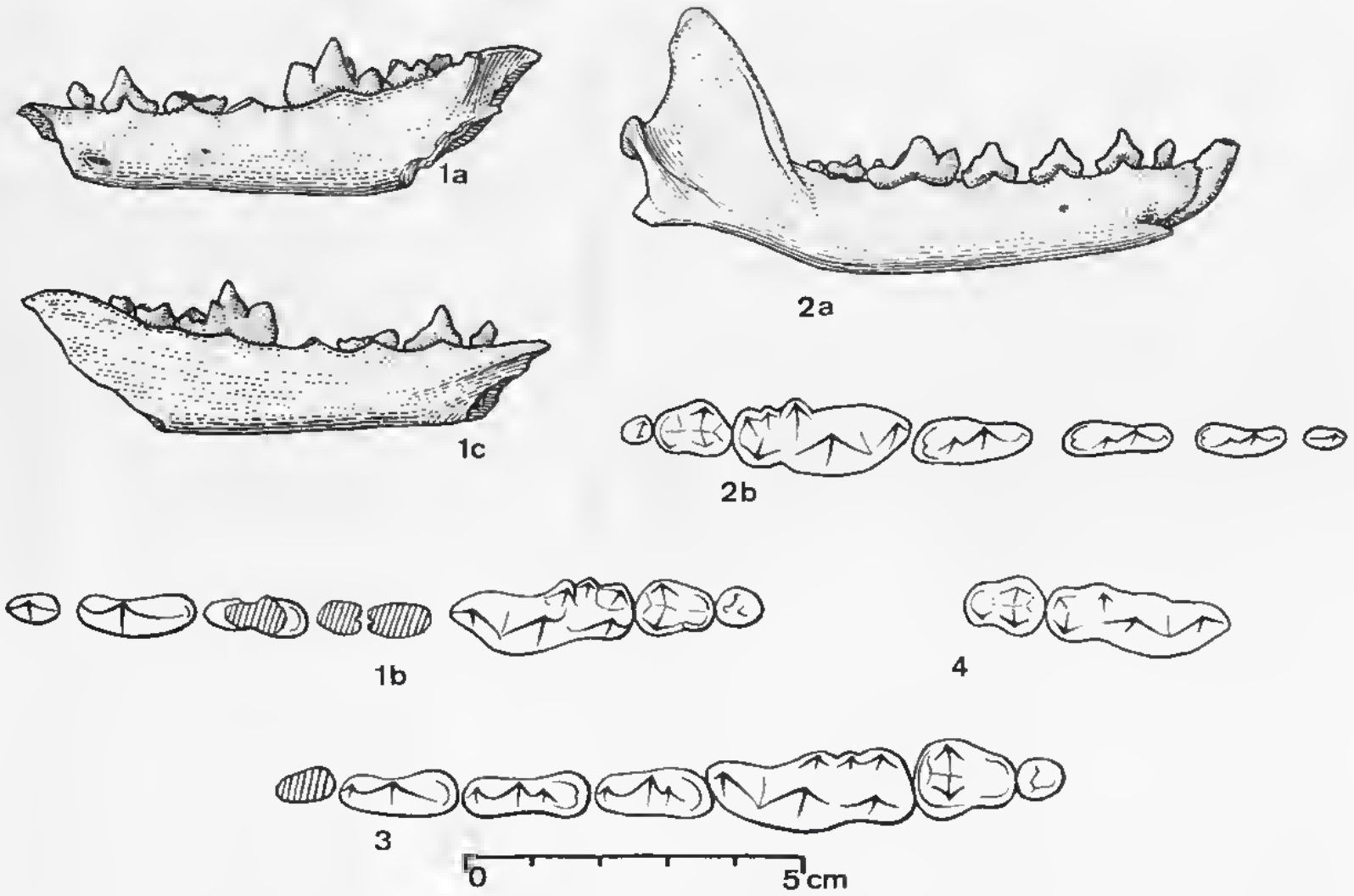


FIG. 23. — Vulpidés de la grotte de l'Escale

1. *Vulpes praeglacialis*, demi-mandibule gauche (H-7223) : 1*a*. face externe ; 1*b*. face occlusale × 2 ; 1*c*. face interne.
2. *Vulpes praeglacialis*, demi-mandibule droite (H-7349) : 2*a*. face externe ; 2*b*. face occlusale × 2.
3. *Vulpes vulpes jansoni*, demi-mandibule gauche (H-7240). Face occlusale × 2.
4. *Valpes praeglacialis*, carnassière et tuberculeuses inférieures droites (H-7542), face occlusale × 2.

Source : MNHN, Paris

2. *Les Renards rissiens.*

Il serait intéressant de connaître le Renard rissien mais la faune de la grotte du *Lazaret*, qui a fourni quelques restes peu abondants (2,78 % de la faune totale), n'a pas encore fait l'objet d'une étude paléontologique. La faune de *Châtillon-Saint-Jean* (Drôme) n'a livré qu'un fragment de mandibule droite avec I_3, C et P_1, un atlas et une vertèbre qui ne sont pas très caractéristiques mais appartiennent peut-être à *Vulpes vulpes* (C. Chauviré, 1962).

A *Fontéchevode* (Charente), il existe quelques restes de Renard vulgaire mais ils sont rares et les mesures données par C. Arambourg ne permettent pas de savoir à quelle sous-espèce ils appartiennent.

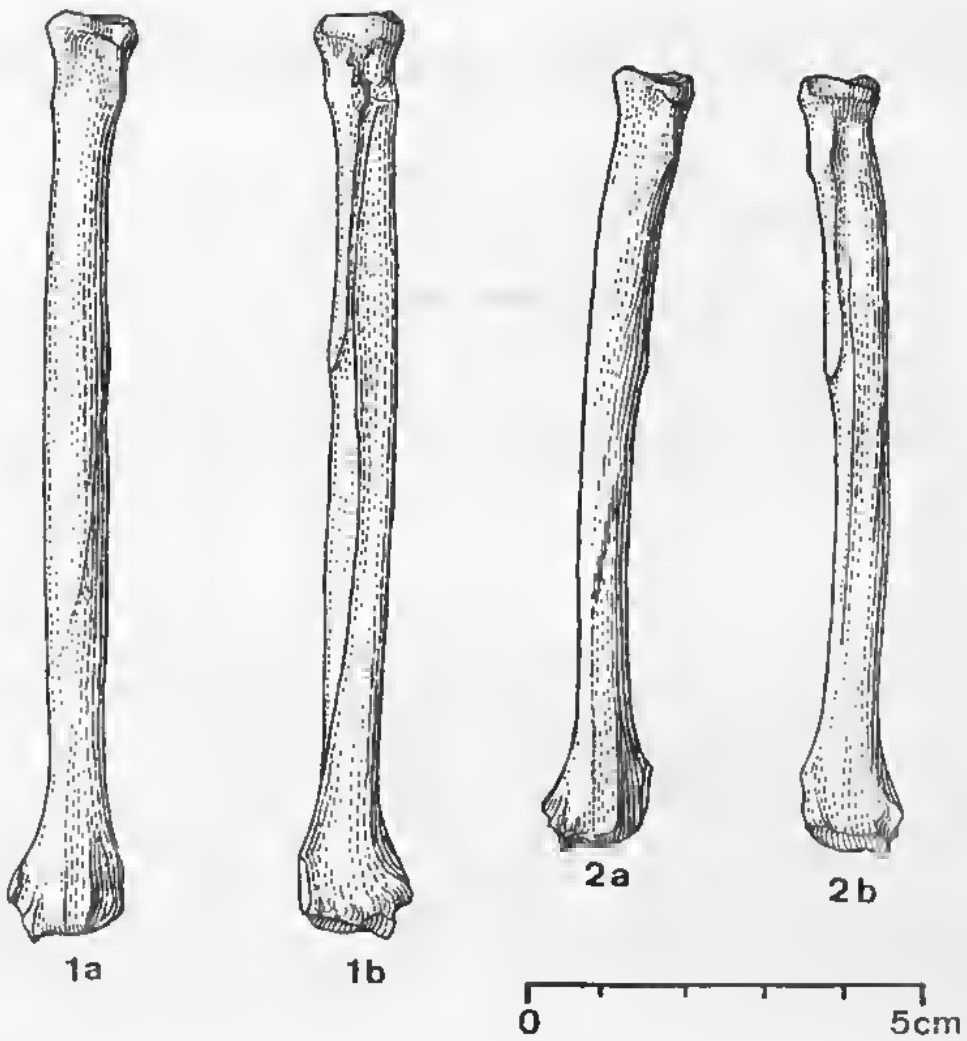


FIG. 24. — Squelette de Vulpidés

Vulpes vulpes, radius gauche (3-371), grotte de Lunel-Viel : 1*a*, face supérieure; 1*b*, le même, face inférieure.
Vulpes praeglacialis, radius gauche (H-1003), grotte de l'Escale : 2*a*, face supérieure; 2*b*, face inférieure.

3. *Les Renards würmiens.*

Au Würmien, par contre, le Renard vulgaire apparaît comme un élément très banal de la faune du Midi de la France.

On l'a trouvé aux grottes de Fontbe, du Baus de l'Aubésier (Vaucluse), plus au Sud à Rigabe et à Châteaudouble (Var), près de la frontière italienne à Grimaldi, à la grotte Saint-Martin et à Manda dans la vallée du Var; enfin dans le groupe des grottes de la vallée du Gardon : la Salpêtrière, grotte Bayol, Campefiel, la Balauzière, etc. A la

Source : MNHN, Paris

Balauzière, les restes de Renard sont datés précisément du Würm II (sur 16 carnassières inférieures on peut observer une longueur moyenne de 15,9 mm et une largeur moyenne de 6,2 mm, la carnassière supérieure mesure 15,1 mm de longueur moyenne et 6,7 mm de largeur sur 9 exemplaires, la M^1 mesure 10 mm de longueur et 13,5 mm de largeur moyenne sur 6 exemplaires. La longueur de la table jugale inférieure est de 60,5 mm).

Tout ceci se rapproche, au point de vue métrique, de ce que F. E. Koby observe sur les Renards fossiles de Soyons et de la Vache et sur le Renard actuel du Nord de l'Europe : *Vulpes vulpes vulpes*. On peut ajouter encore un argument en faveur de cette attribution sous-spécifique : au cours des fluctuations climatiques du Würm II, cette espèce suit une courbe d'abondance parallèle à celle du Renne, ce qui dénote une vive préférence pour un biotope froid, ainsi que le montre très bien l'étude des faunes fossiles de la Balauzière (M. F. Bonifay, 1967).

4. *A la période actuelle.*

Comme nous l'avons vu les Renards du Sud-Est de la France appartiennent à la sous-espèce *crucigera* et ce sont certains éléments trouvés en connexion sur les pentes de la Sainte-Baume qui m'ont servi de terme de comparaison.

VULPES PRAEGLACIALIS Kormos, 1932

Tableaux 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36.

A. Matériel étudié

Restes d'au moins 8 individus.

1. *Crânes et mâchoires supérieures.*

7236 : fragment de mâchoire supérieure droite avec les carnassières et les deux tuberculeuses. Adulte.
7266 : fragment antérieur de crâne avec les deux carnassières, les deux tuberculeuses gauches et la P^3 gauche. Adulte.

Dents supérieures isolées.

H-3439 : P^2 droite.
H-7269 : carnassière.

2. *Mandibules.*

B-35 : fragment de mandibule qui porte la canine et les alvéoles des prémolaires droites. Age indéterminé.
B-3158 : fragment de mandibule qui porte la canine, P_1, P_2, P_3 droites. Adulte.
H-7223 : demi-mandibule gauche qui porte P_1, P_3, M_1, M_2 et M_3. Branche montante cassée. Adulte.
H-7233 : fragment de mandibule qui porte P_2, P_3, P_4, M_1 et M_3 gauches. Adulte très âgé.
H-7234 : fragment de mandibule qui porte le talon de la carnassière, M_2 et M_3 droites. Adulte.
H-7341 : demi-mandibule droite qui porte P_4, M_1, M_2 et M_3. Branche montante cassée. Adulte.
H-7342 : fragment de mandibule qui porte la carnassière et la M_1 droites. Adulte.
H-7349 : demi-mandibule droite qui porte toutes les dents sauf les incisives. Adulte.
H-7478 : fragment de mandibule qui porte P_4, M_1 et M_2 gauches. Adulte âgé.
H-7505 : demi-mandibule gauche qui porte 2 incisives, la canine, P_4, M_1 et M_2. Branche montante essée. Adulte.
H-7452 : demi-mandibule droite qui porte la canine, M_1 et M_2. Branche montante cassée. Adulte.
H-7544 : fragment de mandibule qui porte les 4 prémolaires gauches. Adulte.
H-7609 : fragment antérieur de mandibule qui porte la canine, P_1 et P_2 gauches. Adulte.
R-3397[1] : fragment de mandibule qui porte la P_4 droite. Adulte.

Dents inférieures isolées .

H-3203 : P_2 gauche.
H-3433 : P_2 droite.
H-7235 et H-946 : carnassières gauches.
H-7522 : carnassière droite.
H-7523 : P_3 gauche.
H-7613 : P_3 droite.

B. Étude des dents

1. *Dentitions supérieures* (tableau 28).

Les restes de dentition supérieure que l'on peut rapporter à cette espèce sont rares.

1. Élément trouvé hors stratigraphie (remanié).

Source : MNHN, Paris

Une prémolaire supérieure isolée (P^2) paraît se rapporter à cette espèce à cause de son aspect plus tranchant. Les fragments de maxillaires sont beaucoup plus caractéristiques. H-7236 porte une carnassière à talon net et puissant, un peu moins développé que sur les Isatis actuels; la M^1 est caractérisée par la réduction de son métaconule comme chez le Renard polaire actuel : la forme générale cat arrondie en demi-cercle; la M^2 est très allongée transversalement et de forme presque triangulaire.

Sur H-7266, ces caractères sont moins nets car les dents sont un peu plus fortes mais la carnassière et la M^1 sont de morphologie comparable à H-7236; la M^2 est différente, plus longue et plus large, et se rapproche de celle de *Vulpes vulpes*.

Au point de vue métrique, la longueur de la carnassière supérieure cat de 11,9 - 12,1 - 12,1 - 12,3 mm, ce qui est comparable aux mesures prises par Koby sur les éléments de La Vache : 11,8 mm de moyenne, alors que chez les Isatis scandinaves actuels elle mesure 11,5 mm. Sur les Renards du Spitzberg, la carnassière supérieure mesure 11,7 mm. Il n'en est pas de même en comparant la longueur maxima de cette dent[1]: les variations de l'Escale (12,7 à 13,1) tombent dans les variations données par cet auteur pour *Alopex spitzbergenensis*.

TABLEAU 28. — *Dents supérieures de* Vulpes praeglacialis (*grotte de l'Escale*)

Mesures	H-7236	H-7266	H-7269	H-7549
Longueur maximale de la carnassière	12,7	13,1	12,8 env.	12,9
Longueur externe de la carnassière	11,9	12,3	12,1	12,1
Largeur de la carnassière	5,6	6,5	–	5,4
Longueur M^1	8,1	8,4	–	–
Largeur M^1	9,8	10,6	–	–
Longueur M^2	4,6	5,1	–	–
Largeur M^2	7,8	8,0	–	–
Indice « A »	93 env.	91 env.	–	–

Dans le cas des petits Renards de l'Escale, on peut constater que la partie tranchante de la carnassière est aussi longue que celle des Isatis würmiens et actuels, ce que confirme l'indice A de M. Boule; mais la longueur maxima est plus réduite ce qui dénote un talon moins individualisé que sur les Renards polaires actuels.

La M^1 mesure respectivement 8,1 et 8,4 mm ce qui correspond aux longueurs mesurées par Miller sur *Alopex lagopus* (8,0 - 9,0 mm), par contre la largeur est égale ou supérieure aux marges les plus fortes de Miller et à celles que j'ai pu mesurer sur les échantillons de la collection Régalia. Pour la M^2, je ne dispose que de peu de mesures de comparaison, mais elles sont toutes inférieures aux 5,2 mm observés sur H-7266, et les largeurs dépassent les 7,3 mm maximum que j'observe sur le crâne n° 1921-7 des collections de l'Institut de Paléontologie Humaine; elles se confondent avec les mesures du Renard vulgaire.

Autrement dit, on trouve sur le petit Renard de l'Escale une carnassière supérieure dont la longueur est de l'ordre de celle du Renard bleu du Spitzberg (de petite taille), les longueurs des tuberculeuses étant comparables à celle de l'*Alopex lagopus* actuel, et les largeurs supérieures à ce que l'on observe sur les deux pièces actuelles. Malgré un rapport dentaire comparable à celui des Renards polaires actuels, l'animal de Saint-Estève possède des tuberculeuses plus développées.

1. La longueur maxima fait intervenir le développement du talon de la carnassière supérieure et se mesure à l'oblique depuis la partie postérieure de la carnassière jusqu'au point le plus antérieur du talon. La longueur externe n'a d'importance que relativement à la longueur externe des tuberculeuses, car elle indique alors un développement ou au contraire une régression de ces dernières dents (c'est le cas des indices de M. Boule.) Au contraire pour l'étude de la carnassière seule, il semble plus normal de prendre en considération la longueur maxima qui fait intervenir la longueur du talon.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 29. — *Mandibules et dents inférieures de* Vulpes praeglacialis (*grotte de l'Escale*)

MESURES	B-35	H-3158	H-7223	H-7233	H-7234	H-7341	H-7342	H-7349	H-7478	H-7505	H-7542	H-7544	H-7609	R-3397
Longueur totale de la rangée dentaire	–	–	–	–	–	–	–	62,5	–	69 env.	67 env.	–	–	–
Longueur totale de la mandibule	–	–	–	–	–	–	–	90 env.	–	–	–	–	–	–
Hauteur des canines au-dessus du collet	–	13,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13,5	–
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	–	–	15,0	–	–	13,4	–	14,0	14,0	15 env.	13,5	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous P_1	11,1	10,3	–	–	–	10,5	–	–	–	11 env.	10,1	10,5	10,9	–
Hauteur de la mandibule sous M_3	–	–	–	–	15,0	14,8	–	14,8	–	–	–	–	–	–
Longueur des prémolaires	31,5	–	32,3	–	–	29,5	–	31,6	–	33,8	32,5	31,2	–	30 env.
Longueur des molaires	–	–	24,4	–	–	24,0	–	23,8	22 env.	22 env.	22,7	–	–	–
Longueur P_1-M_3	–	–	55,8	–	–	53,2	–	53,8	–	–	54,5	–	–	–
Longueur de la carnassière	–	–	14,3	13,6	–	14,3	14,2	13,2	13,3	14,3	14,0	–	–	–
Longueur des 2 premiers lobes de la carnassière	–	–	9,8	9,2	–	9,4	9,2	8,7	8,5	9,8	9,2	–	–	–
Largeur du talon de la carnassière	–	–	5,9	5,7	5,7	5,7	5,3	5,0	4,9	5,4	5,1	–	–	–
Longueur P_1	–	3,3	4,3	–	–	–	–	3,9	–	–	–	4,9	3,8	–
Longueur P_3	–	8,0	8,4	9,2	–	–	–	7,2	–	–	–	8,0	7,7	–
Longueur P_3	–	8,1	9,0	8,7	–	–	–	8,2	–	–	–	8,9	–	–
Longueur P_4	–	–	–	9,2	–	8,8	–	8,9	–	10,5	–	9,2	–	8,4
Longueur × largeur M_2	–	–	6,4 × 4,8	6,8 × 5,1	6,8 × 4,9	6,0 × 4,9	6,4 × 4,2	6,1 × 4,8	6,5 × 4,6	5,0 × 4,1	5,1 × 4,3	–	–	–
Longueur × largeur M_3	–	–	3,5 × 2,8	–	2,6 × 2,9	3,5 × 2,9	–	2,4 × 2,4	–	–	–	–	–	–
Indice « B »	–	–	144	–	–	150	–	155	–	–	–	–	–	–
Indice « C »	–	–	68	–	–	65	–	66	–	–	–	–	–	–

Source : MNHN, Paris

2. *Dentition inférieure* (fig. 23, 1, 2, 4).

On retrouve des caractères de Renard polaire encore plus nets sur les dents inférieures, par exemple sur l'exemplaire H-7223.

La mandibule a des dents jugales plus courtes (55,8 mm) que sur le Renard vulgaire (60 mm environ); cette valeur tombe même à 54,5 mm sur H-7542, 53,8 mm sur H-7349 et 53,2 mm sur H-7341.

Les prémolaires ont un aspect tranchant très caractéristique : sur P_2 le tranchant antérieur est abrupt, le protoconide est nettement déplacé vers l'avant. La carnassière porte un protoconide haut, le paraconide forme avec lui un tranchant à angles vifs comme sur les Renards polaires fossiles (Gargas) et actuels qui me servent de terme de comparaison; la talonide est bicuspide avec un hypoconide qui domine nettement l'endoconide, mais pas autant que chez le Renard polaire; il faut noter la présence d'un métastylide bien développé.

La première tuberculeuse est caractérisée par son amincissement; ce n'est pas aussi net que sur le Renard bleu würmien mais bien visible par rapport au Renard vulgaire. Le protoconide et le métaconide sont dans le prolongement des cuspides du talon de la carnassière, un léger cingulum existe à l'avant alors qu'il n'y en a pas sur les éléments de Gargas. La partie postérieure de la dent porte deux cuspides (hypoconide et endoconide) et non une seule comme sur la première tuberculeuse des Renards polaires de Gargas.

La M_3 est plus forte que sur le Renard polaire actuel et fossile et ne se distingue de celle du Renard vulgaire actuel que par sa largeur qui est inférieure.

La longueur P_1-M_3 se situe à la base des variations observées par Miller concernant *A. spitzbergenensis*. Les variations de la longueur de la carnassière inférieure (13,2-15,5 mm) du petit Renard de l'Escale couvrent celles observées sur *A. lagopus* actuel, la largeur étant plus forte.

Les tuberculeuses sont larges; la M_2 mesure jusqu'à 6,5 mm alors que sur les trois Renards polaires que j'ai pu mesurer, cette largeur ne dépasse pas 4,3 mm. Quant à la M_3, sa largeur est plus réduite que sur le Renard vulgaire de même âge mais elle reste à la limite supérieure de ce que j'observe sur le Renard polaire actuel.

Sur les autres fragments on peut observer quelques variations : H-7234 porte une carnassière incomplète réduite à son talonide qui est bicuspide et asymétrique; la M_2 est presque rectangulaire mais le cingulum antérieur est visible; la M_3 est particulièrement réduite comme sur le Renard polaire;

H-7233 porte des dents très usées mais la longueur de la rangée dentaire est comparable à H-7223; il faut signaler un denticule postérieur à la P_3 ce qui est un caractère de Renard vulgaire.

En ce qui concerne les dents isolées, la taille est un bon critère quand elle est associée à certains traits de Renard polaire comme sur H-946 (carnassière) dont le talonide présente une prédominance du métaconide sur l'endoconide mais qui possède un métastylide; H-7235, autre carnassière, qui n'a pas de métastylide et un métaconide très développé, mesure 15,5 mm sur 5,7 mm; une troisième carnassière inférieure isolée mesure 14,3 mm × 4,9 mm et son endoconide est aussi très réduit.

Parmi les prémolaires, H-3203 mesure 7,3 mm de longueur et H-3433, 8,0 mm; ce sont des deuxièmes prémolaires très caractéristiques car leur protoconide est déplacé vers l'avant; H-7613 mesure 8,2 mm et H-7523 8,8 mm, ce sont deux troisièmes prémolaires mais leur longueur est moins caractéristique et leur détermination moins sûre.

Comme pour la dentition supérieure, on observe à la dentition inférieure un développement plus grand des tuberculeuses par rapport aux Renards polaires actuels; elles sont cependant plus réduites que sur le Renard vulgaire.

On peut d'ailleurs constater que sur les petits Renards de l'Escale la réduction de la M_2 est amorcée, puisque la différence entre la largeur du talonide de la carnassière inférieure et largeur de la M_2 est respectivement de 0,2, 0,3, 0,6, 0,8, 1,1, 1,1, 1,3 mm, alors que sur les mandibules de Renards vulgaires elle n'est que de 0,2 et 0,3 mm. Cette différence métrique est la conséquence du développement exagéré du cingulum antérieur de la M_2 chez le Renard vulgaire et au contraire de sa réduction tendant à sa disparition chez le Renard bleu.

C. Squelette postcrânien

La majorité des éléments proviennent des fouilles de 1966 et ont été trouvés dans les cailloutis rouges de la couche H. Ils se distinguent des autres ossements de Renard vulgaire par une taille plus petite.

1. *Humérus* (tabl. 31) : sur l'humérus du Renard polaire actuel, l'insertion du deltoïde et des autres muscles est beaucoup moins puissante que chez le Renard vulgaire. En comparant les extrémités proximales (H-7484 et H-7574) à

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 30. — *Dentitions d'*« Alopex » praeglacialis, *d'après T. Kormos, 1932*

Mesures	P'		M'		M'		P_1	P_2	P_3	P_4	M_1		M_2		M_3	
	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Long.	Long.	Long.	Long.	Larg.	Long.	Larg.	Long.	Larg.
Kalkberg																
Fragment de mandibule.....	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13,4	5,4	5,6	4,4	2,9	–
— —	–	–	–	–	–	–	–	–	8,1	8,9	14,6	5,2	–	–	–	–
— —	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8,8	13,9	5,3	6,2	–	2,9	–
— —	–	–	–	–	–	–	4,0	–	–	–	14,7	5,5	–	–	–	–
Dents isolées.....	13,7	6,3	–	–	–	–	3,8	–	7,9	–	13,3	5,3	–	–	–	–
— —	–	–	8,5	10,6	–	–	–	–	8,9	–	14,1	5,3	–	–	–	–
— —	–	–	–	–	5,6	8,2	–	–	7,8	8,6	13,3	5,2	–	–	–	–
Püspökfürdö																
Fragment de mandibule.....	–	–	–	–	–	–	4,5	7,9	–	–	–	–	–	–	–	–
Dents isolées.....	–	–	8,8	–	–	–	–	–	–	9,3	–	–	–	–	–	–
Brasso																
Fragment de mandibule.....	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13,6	5,0	6,3	4,3	–	–

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 31. — *Humérus de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence*

Mesures	Renards actuels de Provence *Vulpes vulpes*		Renards fossiles de l'Escale								
			Vulpes vulpes jansoni					*Vulpes praeglacialis*			
	SB-1	SB-2	H-7354	H-7382	H-7584	H-7597	H-3233	H-7483	H-7484	H-7568	H-7574
Longueur totale.....	118,8	118 env.	119,3	122,8	122,0	–	–	–	–	–	–
Largeur maximum de l'extrémité proximale.....	25,5	25,7	24,5	24,8	24,8	25,5	24,5	–	23,0	–	21,7
Épaisseur de l'extrémité proximale.....	17,4	18,0	16,1	16,7	17,1	17,8	18,5	–	15,5	–	16,6
Largeur médiane minimum..	8,0	8,5	7,2	7,4	7,5	–	–	6,8	–	6,9	6,4
Largeur de l'extrémité distale.	21,1	19,9	18,8	20,2	20,2	–	–	19,2	–	17,8	–

TABLEAU 32. — *Radius de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence*

Mesures	Renards actuels de Provence		Renards fossiles de l'Escale												Lunel-viel
			Vulpes vulpes jansoni					*Vulpes praeglacialis*							*Vulpes vulpes*
	SB-1	SB-2	H-7382	H-7447	H-7535	H-7557	H-7590	CD-705	H-1003	H-1079	H-3694	H-7480	H-7565	H-7592	H-7581	3-371
Longueur totale.....	112,3	112,5	112	115	–	–	–	–	97,5	–	–	103,3	–	96 env.	–	115,5
Largeur extrémité proximale..	11,9	11,1	11,5	11,5	–	11,3	10,9	–	10,5	–	–	10,7	9,8	–	–	11,3
Largeur extrémité distale.....	15,5	15,0	14,7	14,5	14,3	–	–	13,7	13,9	12,3	–	14,2	–	13,2	13,8	15,2
Largeur minimum de la diaphyse.....	7,9	7,9	7,8	7,4	–	7,8	8,2	7,7	7,7	7,2	8,0	7,3	6,9	7,7	8,0	8,2

Source : MNHN, Paris

deux squelettes actuels de Renard polaire on peut voir que la largeur maximum de l'extrémité proximale est comparable : 21,3 et 22,1 mm sur Reg. n° 722 et Reg. n° 48; l'épaisseur est plus faible sur les animaux actuels : 14,7 mm (n° 722) et 14,9 mm (n° 48); il en est de même pour la largeur médiane : 6,1 mm (n° 722) et 6,6 mm (n° 48), et la largeur de l'extrémité distale : 17,2 mm (n° 722) et 17,7 mm (n° 48).

Cependant ces différences d'ordre métrique sont infimes.

2. *Radius* (tabl. 32, fig. 24, 2) : le radius de Renard polaire présente une légère constriction médiane de sa moitié inférieure, absente chez le Renard vulgaire. La diaphyse est arquée dans sa partie moyenne et la surface articulaire distale en relation avec les os carpiens est beaucoup moins développée transversalement que sur le Renard vulgaire; l'apophyse styloïde est plus forte. On retrouve tous ces points sur les petits radius de l'Escale.

Au point de vue métrique, la longueur des radius fossiles atteint celle des radius de Renard polaire actuel : 101,6 mm (n° 48) et 103,8 mm (n° 722); la diapbyse est un peu plus massive sur l'espèce fossile ainsi que l'extrémité distalo qui appsraît comme un peu plus large.

Le seul élément de Renard qui provient du niveau inférieur de l'Escale est une extrémité distale de radius (CD-705).

3. *Cubitus* (tabl. 33) : le cubitus de Renard polaire se caractérise par l'extrême minceur dc la moitié inférieure de sa diaphyse qui est précédée par une constriction assez brutale située un peu plus baut que l'articulation avec le radius.

4. *Fémur* (tabl. 34) : le fémur de Renard polaire est assez gracile et s'élargit peu aux extrémités. La tête fémorale est assez arrondie, la gouttière rotulienne distale porte des lèvres symétriques; les lignes d'insertion musculaires sont diffuses.

Une extrémité proximale (H-7536) [22,4 mm de la largeur proximale au lieu de 23,1 mm que je relève sur le fémur de Renard polaire n° 48) possède l'effacement du grand trochanter assez caractéristique du Renard polaire.

L'extrémité distale (H-7504) est identique, par sa gouttière rotulienne à bords symétriques, au fémur de Renard polaire; elle mesure 17,4 mm.

5. *Tibia* (tabl. 35, fig. 25, 2) : il est très grêle; sa diaphyse, sur laquelle se prolonge la crête tibiale présente un aplatissement dans le sens longitudinal avec une tendance à former une carène sur lc bord interne de l'os; l'extrémité distale se gonfle assez brutalement.

Deux tibias complets présentent cet aplatissement longitudinal de la diaphyse. Au point de vue métrique, ils sont un peu plus grands que deux tibias de Renards polaires : 124,9 mm (n° 48) et 129,5 mm (n° 722); la largeur de l'extrémité proximale est la même : 13,3 mm (n° 48) et 13,4 mm (n° 722), par contre la diaphyse atteint 6,5 mm sur le n° 722 ce qui est un peu inférieur aux mesures des deux tibias de l'Escale.

6. *Calcanéum* (tabl. 36) : deux calcanéums de petite taille se rapprochent des 26,8 mm de longueur et 9,9 mm de largeur du Renard polaire actuel (n° 48).

7. *Astragale* (tsbl. 36) : sur un astragale de Renard de petite taille, la tête qui porte la facette articulaire en relation avec le naviculaire occupe une position plus interne par rapport à l'axe de l'os, ce qui le rapproche morphologiquement du Renard polaire.

Chaque fois que des mesures précises ou des caractères nets permettent un rapprochement avec un Renard actuel, c'est avec le Renard polaire qu'ils sont marqués.

D. Caractères du petit Renard de la grotte de l'Escale

Il est caractérisé par une dentition à caractère tranchant; la carnassière supérieure porte un talon puissant qui n'est pas aussi développé que chez le Renard polaire actuel : c'est une dent de petite taille qui est comparable à celle de *Alopex spitzbergenensis*.

Les tuberculeuses supérieures sont larges, plus que chez le Renard polaire actuel, mais moins que chez le Renard vulgaire actuel. A la mâchoire inférieure, les prémolaires sont de type tranchant; la carnassière inférieure porte un talon indifféremment bicuspide (type Renard polaire) ou tricuspide (type Renard vulgaire); dans ce dernier cas, lc métaconide domine nettement l'endoconide comme sur le Renard polaire. La première tuberculeuse est moins large que sur le Renard vulgaire mais pas aussi réduite que sur le Renard polaire actuel car elle possède un faible cingulum antérieur comme chez le Renard vulgaire (H-7349, H-7478, H-7341, H-7234, H-7223, H-7342); il n'est vraiment réduit que sur H-7542 et H-7505. La M_2 et la M_3 sont anormalement longues pour un Renard polaire mais présentent une tendance à la réduction du diamètre vestibulo-lingual, sur certains individus.

Les restes osseux sont proches de ceux du Renard polaire actuel.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 33. — *Cubitus de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence*

Mesures	Renards actuels de Provence		Renards fossiles de l'Escale							
			H-7343	*Vulpes vulpes jansoni*					*Vulpes praeglacialis*	
	SB-1	SB-2		H-7382	H-7482	H-7533	H-7588	H-7598	H-7534	H-7589
Longueur totale	132,8	133,2	-	133,7	-	-	-	-	-	-
Hauteur médiane de l'olécrâne	13,4	13,4	12,2	12,9	14,2	14,2	-	12,9	12,1	10,8
Largeur maximum de la diaphyse au niveau de l'articulation radiale	14,1	13,4	12,0	12,6	13,9	13,2	13,8	13,2	-	11,1

TABLEAU 34. — *Fémurs de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence*

Mesures	Renards actuels de Provence		Renards fossiles de l'Escale								Renards fossiles de Lunel-Viel	
			Vulpes vulpes jansoni						*Vulpes praeglacialis*		*Vulpes vulpes*	
	SB-1	SB-2	H-2728	H-3352	H-7516	H-7585	H-7595	H-7596	H-7504	H-7536	R-1007	9-3684
Longueur totale	126,2	123,2	-	-	-	131,1	124,5	-	-	-	-	-
Largeur de l'extrémité proximale	25,2	26,5	-	-	25,2	26,5	-	-	-	22,4	25,2	25,5
Largeur de l'extrémité distale	20,9	22,0	20,4	19,6	-	-	20,3	21,0	17,5	-	-	-
Largeur médiane	9,2	9,8	9,0	-	-	9,2	8,3	8,5	7,6	-	8,8	-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 35. — *Tibias de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence*

Mesures	Renards actuels de Provence *Vulpes vulpes crucigera*		Renards fossiles							
			Vulpes vulpes jansoni						*Vulpes praeglacialis*	
	SB-1	SB-2	H-1070	H-7355	H-7382	H-7382	H-7538	H-7586	H-7534	H-7593
Longueur totale	136,3	134,7	–	135,5	139,2	–	–	–	132,8	131,9
Largeur de l'extrémité proximale	22,8	23,7	–	21,9	21,9	–	21,5	–	–	19 env.
Largeur extrémité distale	15,4	14,4	14,7	15,2	15,2	14,5	–	14,3	13,5	13,6
Largeur médiane	8,5	9,0	–	8,7	8,5	–	–	–	7,0	6,8

0 564019 6

Source : MNHN, Paris

E. Comparaisons

1. *Hongrie.*

En 1932, Kormos a décrit des restes de petit Renard provenant des gisements du Quaternaire « ancien » sous le nom de *Alopex praeglacialis* (tableau 30).

Le matériel comprenait : quatre fragments de mandibule et des dents isolées provenant de Kalkberg, deux canines de Beremend, un fragment de mandibule et des dents isolées à Püspökfürdö et un fragment de mandibule à Brasso.

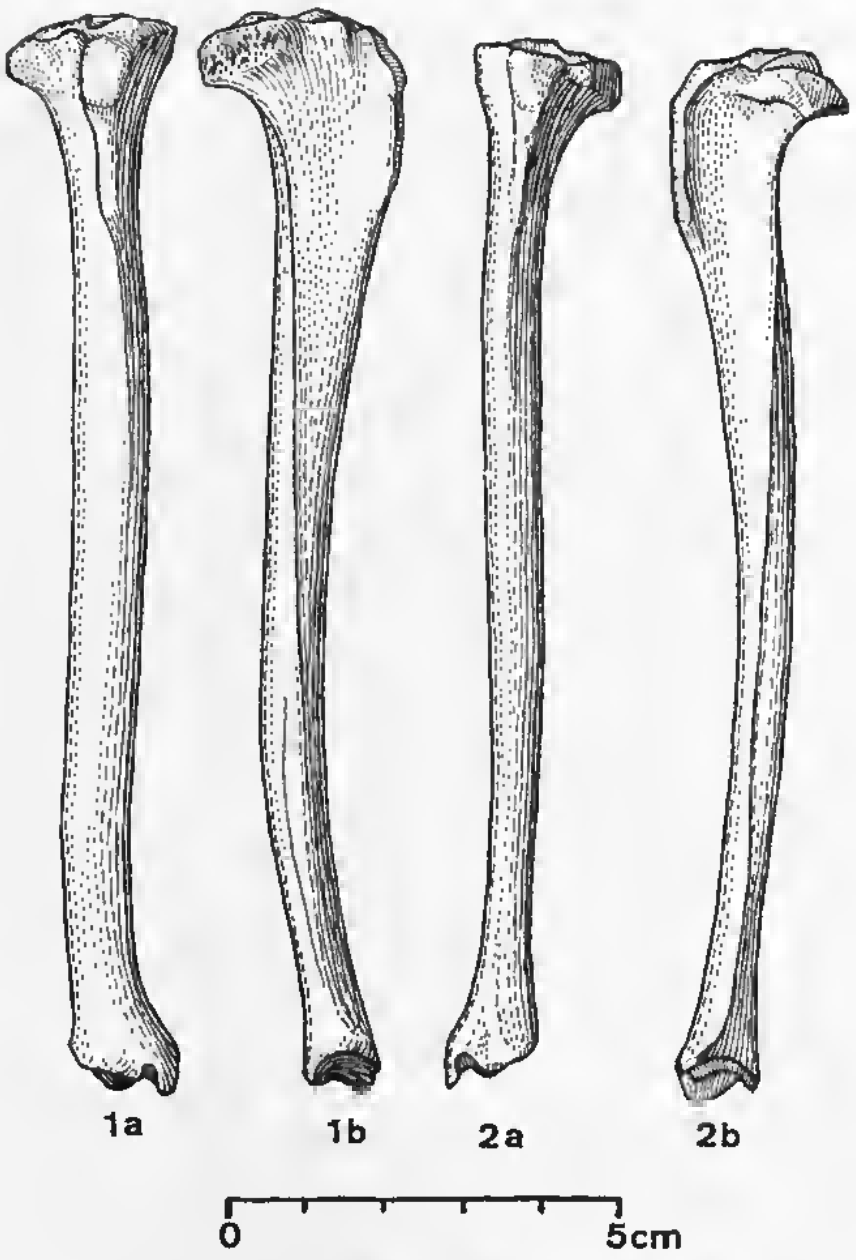


FIG. 25. — Squelette de Vulpidés (grotte de l'Escale)

1. *Vulpes vulpes jansoni*, tibia droit (H-7355) : 1*a*. face antérieure; 1*b*. profil.
2. *Vulpes praeglacialis*, tibia gauche (H-7593) : 2*a*. face antérieure; 2*b*. profil.

Source : MNHN, Paris

D'après Kormos, le petit Renard de Hongrie est un Renard polaire mais se différencie du Renard bleu actuel par les caractères suivants :

— des tuberculeuses supérieures plus développées;

— la cuspide postérieure de la P_3 aussi faible que sur l'espèce actuelle;

— le talon de la carnassière inférieure comporte une cuspide supplémentaire entre le métaconide et l'endoconide, et sur le côté interne du talon il y a trace d'un mésoconide (métastylide?) ce qui n'existe pas sur l'espèce récente;

— la M_2 est plus longue et plus large. Le cingulum antérieur est plus fort; sur la face linguale, il y a des traces de cuspides supplémentaires;

— la M_3 est plus forte que sur *Alopex lagopus*. Le disstème observé sur un seul exemplaire paraît plus long que sur l'espèce récente.

TABLEAU 36. — *Tarsiens de Vulpidés de la grotte de l'Escale*

Mesures	*Vulpes vulpes jansoni*					*Vulpes praeglacialis*	
Calcanéum	H-7512	H-7513	H-7514	H-7382	H-7540	H-7501	H-7515
Hauteur totale	32,0	30,2	31,0	31,2	30,2	26,9	27,2
Largeur transversale maximum	11,5	11,1	10,5	11,5	10,6	–	10,3
Astragale	H-7244	H-7382				H-7500	
Hauteur totale	19,8	19,4	–	–	–	17,2	–
Largeur transversale maxima	12,5	11,8	–	–	–	10,6	–

Quelques restes osseux que l'auteur pense pouvoir rapporter au petit Renard fossile paraissent dénoter des extrémités fines et un calesnéum plus long. Kormos conclut : « ich denke in *Alopex praeglacialis* einen etwas primitiven gutlsufenden kleinen Fuchs erblicken zu dürfen, welcher bei uns im Ober pliozän auftrat und wahrend des ganzen Cromerian Stand hielt, um sich dann nach und nach in ein « Glazialtier » zu verwandeln » [1]. Par sa dentition moins réduite, le denticule postérieur de P_3, la complication du talonide de la carnassière inféricure, des tuberculeuses plus longues et plus larges, *Alopex praeglacialis* est une forme primitive d'*Alopex lagopus*.

Si l'on fait un bilan logique des conclusions de Kormos, on s'aperçoit rapidement que sa détermination repose sur un seul carsctère, important il est vrai, la réduction des tuberculeuses et plus précisément des tuberculeuses inférieures. Autant qu'il est possible de juger sur les trois seules mesures données, elles paraissent encore plus réduites que chez le petit Renard de l'Escale : c'est d'ailleurs la seule différence qui paraît exister entre les éléments de Hongrie et ceux du Midi de la France; ils sont, pour tout le reste, tout à fait comparables.

Tous les caractères que je viens d'énumérer et qui différencient le Renard polaire actuel de l'*Alopex praeglacialis*, selon Kormos, entrent tous dans la diagnose du genre *Vulpes* [2]; ils sont tout simplement en relation avec un type de dentition plus broyeur que celui du Renard polaire actuel.

C'est la raison pour laquelle je pense qu'il faut ramener les restes de ce petit Renard au genre *Vulpes* (et non *Alopex*) et lui laisser le nom spécifique donné par Kormos : *Vulpes praeglacialis* Kormos [3].

1. « Je pense pouvoir considérer *Alopex praeglacialis* comme un petit Renard un peu primitif qui apparaît au Pliocène supérieur, persiste durant tout le Cromérien, et se transforme peu à peu en un animal caractéristique des périodes froides ».

2. Il semble que cela ait été aussi l'idée de Kretzoi (1956) qui donne dans la liste de faune de Beremend, Nagyharsanyhegy et Villany : *Vulpes* (?) *praeglacialis*.

3. Ce nom spécifique de *praeglacialis* est mal choisi, car il correspond à la théorie meneglacialiste soutenue par cet auteur qui est aujourd'hui largement dépassée.

Source : MNHN, Paris

2. *Autres gisements d'Europe.*

Les restes de *Vulpes praeglacialis* connus en Europe sont très rares.

Le gisement d'*Hundsheim*, en Autriche, qui présente la plus grande parenté avec celui de l'Escale et comme nous l'avons vu précédemment les éléments de la même biocénose, a fourni les restes rares d'un petit Vulpidé décrit par E. Thenius (1954) sous le nom de *Vulpes angustidens* n. sp.; il s'agit d'un fragment de mandibule qui porte le talon de la carnassière et la M_2, d'une canine inférieure et d'une extrémité distale d'humérus; l'auteur à cause de la morphologie broyeuse de ces dents les rapportent au genre *Vulpes*, mais la M_2 a une largeur de 4,5 mm tout à fait anormale chez un Renard vulgaire d'où la nouvelle appellation spécifique; je pense que la population de l'Escale permet de replacer le petit Vulpidé d'Hundsheim dans un cadre spécifique connu et il est probable qu'il s'agisse du *Vulpes praeglacialis*.

A *Heppenloch*, gisement considéré comme Mindel-Riss par K. D. Adam, cet auteur signale un fragment de mandibule de Renard qui porte les deux dernières prémolaires et qui dénote un animal de petite taille; il se peut qu'il s'agisse là aussi d'une petite forme de Renard à affinités polaires.

Plus proche de nous, dans le temps et dans l'espace, est le Renard d'*Achenheim* trouvé par P. Wernert dans les loess anciens inférieurs (qu'il attribue au Riss II), et auquel cet auteur a trouvé des affinités avec *A. praeglacialis*. Il s'agit d'un crâne de faible taille (121,3 mm) trouvé dans les limons jaunes de la carrière Sundhausen W. La longueur de la carnassière est presque égale à la longueur des deux tuberculeuses réunies, comme chez le Renard bleu, mais les tuberculeuses (M^2 surtout) sont plus développées que chez ce dernier. Comme le pense l'auteur, il est bien probable qu'il s'agisse de *Vulpes praeglacialis*.

F. Origine de *Vulpes praeglacialis*

Il paraît normal de rechercher l'ancêtre de *Vulpes praeglacialis* parmi les représentants de ce genre existant dans la faune du Quaternaire inférieur.

On connait effectivement un Renard de très petite taille qui accompagne les faunes villafranchiennes : *Vulpes alopecoïdes*.

C'est malheureusement un fossile très rare; si l'on enlève les restes de dentition supérieure de Montopoli (Val d'Arno) qui, selon J. Viret (1954), appartiennent à *Nyctereutes*, il reste au total quatre gisements villafranchiens qui en ont fourni: deux dentitions supérieures incomplètes au Val d'Arno, localités d'Il Tasso et Inferno publiées par Del Campana (1913) et Stehlin (1933), une dentition inférieure incomplète à Villaroya (Espagne) publiée par de Villalta (1952) et une dentition supérieure complète à Saint-Vallier décrite par J. Viret (1954); il fait aussi partie de la faune de La Puebla de Valverde (Espagne) dont la liste a été établie par M. Crusafont Pairo, J. L. Hartenberger et E. Heintz (1964). Au total, cela représente cinq individus minimum provenant de quatre gisements différents...

Le *Vulpes alopecoïdes* du Val d'Arno est défini par Stehlin (1933) comme « un Vulpidé de la taille du Renard polaire, mais à tuberculeuses relativement plus développées que chez les espèces récentes ».

J'ai groupé dans le tableau ci-dessous les mesures relatives aux éléments de *Vulpes alopecoïdes* connus; j'ai calculé les mesures de la mâchoire d'Inferno sur les figures de Stehlin.

Si l'on compare le matériel de l'Escale aux deux maxillaires les plus complets (Inferno et Saint-Vallier) on peut effectuer le rapport A sur les maxillaires (longueur de la carnassière supérieure × 100/longueur des tuberculeuses); on trouve 87 à Inferno et 86 à Saint-Vallier ce qui est un rapport de Renard vulgaire. La dentition du petit Renard villafranchien a un rapport dentaire plutôt broyeur.

Au point de vue morphologique, la carnassière supérieure présente un talon net et bien individualisé et les tuberculeuses supérieures sont particulièrement élargies transversalement. Par rapport aux petits Renards de l'Escale, on peut constater que ces derniers ont une carnassière supérieure plus longue, une M^1 comparable et une M^2 peut-être un peu plus courte ce qui a pour conséquence d'accentuer le caractère tranchant de la dentition.

La dentition inférieure du *Vulpes alopecoïdes* de Villaroya présente l'inconvénient d'être un exemplaire unique et de ne pouvoir donner aucun renseignement sur les variations métriques de l'espèce.

L'indice B effectué sur la carnasaière et les tuberculeuses inférieures donne 123, et il dénote un système dentaire de type broyeur. Il faut noter au passage que sur les Vulpidés de l'Escale, c'est l'indice A relatif aux dents supérieures qui est le plus caractéristique et permet de scinder encore plus sûrement le matériel global en deux espèces;

Source : MNHN, Paris

les indices relatifs aux dents inférieures, par contre, sont assez groupés dans la zone intermédiaire que recouvrent les deux espèces; c'est le même phénomène que nous avons pu remarquer sur les *Canis* étudiés précédemment.

Si nous comparons, au point de vue métrique, la dentition inférieure de *Vulpes alopecoïdes* et celle de *Vulpes praeglacialis*, on peut voir que la rangée dentaire inférieure est un peu plus longue (53,2 mm-55,8 mm) à l'Escale; toutes les prémolaires sont plus fortes à l'Escale; la carnassière est comparable; les tuberculeuses sont un peu plus courtes à l'Escale : 6,8 mm au lieu de 7,2 mm, 3,6 mm au lieu de 3,7 mm, respectivement pour la M_2 et la M_3. Les mêmes différences s'observent sur les largeurs.

TABLEAU 37. — *Dentitions de* Vulpes alopecoïdes

Mesures	Val d'Arno		Villaroya	Saint-Vallier
	Il Tasso Del Campana 1913	Inferno Stehlin 1933	de Villalta 1952	Muséum de Lyon
				QSV 1110
Mâchoire supérieure				
P^4 Longueur	–	11,7	12,6	11,2
Largeur	–	5,2	5,5	5,8
M^1 Longueur	7,6	8,5	–	7,8
Largeur	10,3	10,7	–	10,4
M^2 Longueur	5	4,9	–	5,2
Largeur	8,5	7,5	–	7,0
Mandibule				
Longueur P_1-M_3	–	–	–	48,2
P_2	–	–	–	6,8 × 2,3
P_3	–	–	–	8,0 × 2,5
P_4	–	–	–	8,1 × 3,2
M_1	–	–	–	13,5 × 5,5
M_2	–	–	–	7,2 × 5,5
M_3	–	–	–	3,7 × 3,4

De cette comparaison, on peut dresser un bilan positif : la dentition inférieure du Renard de l'Escale présente par rapport à celle du petit Renard villafranchien une augmentation de la taille des prémolaires et une réduction des tuberculeuses; on peut ajouter que ce deuxième phénomène caractérise l'évolution du petit Renard de type polaire durant tout le Quaternaire puisque, nous allons le voir, on assiste à une réduction progressive des tuberculeuses inférieures durant le Quaternaire.

On peut d'ailleurs se demander de quel ordre est la parenté entre *Vulpes praeglacialis* et *Vulpes alopecoïdes*. Si de prime abord on tend à considérer le premier comme le descendant du second, à la réflexion il devient nécessaire d'être plus réservé, car il est probable qu'il faille faire tomber en synonymie avec *V. praeglacialis* au moins l'exemplaire d'Il Tasso. Dans les années à venir, une datation plus précise des faunes de type villafranchien permettra d'orienter de façon plus sûre ces conclusions.

Source : MNHN, Paris

III. GENRE *ALOPEX* KAUP, 1829

ALOPEX LAGOPUS L.

Tableaux 20, 21, 22.

Évolution et répartition du Renard polaire dans le Midi de la France

Le premier Renard polaire bien caractérisé, le plus ancien stratigraphiquement, paraît être contemporain des faunes rissiennes.

A Fontéchevade, C. Arambourg (1958) décrit quatre fragments de mandibules dont les carnassières inférieures mesurent 12,0, 12,5, 13 et 13 mm de longueur (moyenne 12,6 mm), ce qui dénote un animal de petite taille par rapport au Renard polaire actuel et de ce fait assez proche parent du petit Renard de l'Escale. Son adaptation à un climat froid, déjà visible dès le Mindel, permet de douter qu'il fasse partie d'une faune interglaciaire Riss-Würm, d'autant plus que sa présence est localisée dans les niveaux inférieurs du remplissage E2', E2'' et E2''' que l'on pourrait attribuer au stade glaciaire terminal du Rissien reconnu comme très froid en Dordogne et en Charente (F. Bordes et F. Prat, 1965; J. Chaline, 1965) aussi bien qu'en Provence (E. Bonifay, 1962).

Dans le Midi de la France, il paraît avoir complètement disparu durant la période qui couvre le Mindel-Riss jusqu'au Würm III.

R. P. Charles (1952) note sa présence dans la couche 11 de la grotte de l'Adaouste où il est associé à une industrie préhistorique du Magdalénien (M. Escalon de Fonton, 1952) et dans la couche 17 du gisement qui contient une industrie du Magdalénien III.

L'Aurignacien de la grotte de l'Observatoire (M. Boule, 1927) a aussi livré des restes de Renards polaires.

Il est étonnant que les grottes du Gardon qui ont donné de nombreux restes de Rennes n'aient pas livré aussi des restes de Renards polaires.

Il semble qu'entre le fossile Würmien et l'animal actuel il n'y ait pas de grosses différences; il faut cependant noter que la différence entre la largeur du talon de la carnassière inférieure et la largeur de la M_2 varie entre 0,7 et 1,4 mm sur les Renards fossiles de Thayngen, cette différence n'est que de 1,0 à 1,4 mm sur l'actuel : il semblerait donc que le maximum « tranchant », dû à la réduction des tuberculeuses inférieures ait été atteint au Würm et non à l'époque actuelle. Ceci a d'ailleurs été partiellement vu par J. Genet (1960) qui note que « le rapport des parties broyeuses/parties coupantes des carnassières et des tuberculeuses montre que les parties coupantes prédominent nettement chez le fossile ».

Conclusions sur l'étude des Vulpidés

Les Vulpidés mindéliens de l'Escale ont révélé la présence d'un Renard vulgaire d'une taille comparable à celle de la sous-espèce *crucigera* actuelle, mais dont il ne possède pas la robustesse générale du squelette et dont il se distingue par le développement de l'hypocône aux tuberculeuses supérieures ainsi que par la taille de ses prémolaires. Il apparaît plutôt comme l'ancêtre direct du vrai Renard vulgaire (*Vulpes vulpes vulpes*) actuellement localisé dans les zones nordiques européennes plutôt que comme celui de la sous-espèce *crucigera* des régions périméditerranéennes. Il est probable qu'il faille rechercher l'origine du Renard vulgaire de l'Escale parmi des formes anciennes de Vulpidés d'âge Pliocène (*Vulpes donnezani*) que l'on trouve repoussées en Espagne au Quaternaire inférieur par la vague d'immigration villafranchienne (gisement de Villaroya).

On connaît mal les Renards vulgaires du Mindel-Riss et du Riss; par contre au Würmien, il est probable qu'il s'agisse de *Vulpes vulpes vulpes*, comme le montre les études de F. E. Koby et l'analyse de la faune de la Balauzière (M. F. Bonifay, 1960-1967).

La présence, dans un sédiment qui indique un climat froid, de l'ancêtre du Renard polaire, non pas sous une forme identique à celle où on le rencontre au Würmien ou à la période actuelle, mais sous une forme « ascendante » qui présente encore des caractères broyeurs (tuberculeuses développées, talon de la carnassière inférieure parfois encore tricuspide, présence sporadique du denticule postérieur de la P_3) est signalée

Source : MNHN, Paris

pour la première fois en Europe méridionale. On peut déjà bien discerner une tendance tranchante de la dentition et une parenté morphologique du squelette avec le Renard polaire actuel.

C'est la première fois en Europe que cet animal est rencontré dans un gisement mindélien dont le milieu correspond à celui qui sera le sien jusqu'à l'époque actuelle : on peut penser que dès la fin du Mindel la lignée du Renard polaire était déjà adaptée à un climat froid mais n'était pas encore parvenue au stade dentaire qui caractérise le genre *Alopex*. Celui-ci n'apparaît bien caractérisé qu'au Rissien (gisement de Fontéchevade).

L'évolution du Renard polaire est ensuite dominée par une réduction progressive des tuberculeuses, particulièrement visible sur la dentition inférieure, ce qui aboutit à donner une importance de plus en plus grande aux parties tranchantes de la dentition.

Le rapprochement possible entre *Apolex praeglacialis* et *Vulpes alopecoïdes* ne donne cependant pas de façon sûre, une idée sur l'origine du Renard bleu.

IV. GENRE *CUON* HODGSON, 1838

Rarement un animal de la faune quaternaire n'a été la cause de si nombreuses discussions, tant au sujet de sa détermination spécifique que du fait même de son existence réelle. Cela provient probablement du fait qu'il est un élément rare de la faune fossile et qu'il a disparu d'Europe.

La plus ancienne apparition du Cuon en France est représentée par les restes de Rosières décrits par Stehlin et Grossouvre (1912), et l'étude la plus spectaculaire, due à Marcellin Boule (1927), a été faite sur les magnifiques éléments de la grotte de l'Observatoire dans la Principauté de Monaco; quelques restes épars ont été signalés dans d'autres gisements français : Mars et Malarnaud. Des travaux récents permettent d'avoir des vues nouvelles sur ces rares restes fossiles et nous pouvons maintenant ajouter ceux de la grotte de Lunel-Viel et probablement ceux de la grotte de l'Escale.

CF. *CUON STEHLINI* Thenius 1954

A. Matériel étudié

A la grotte de l'Escale un pisiforme et un tibia s'écartent largement de l'ensemble des ossements de *Canis* étudiés précédemment.

1. — *Pisiforme* (G-7121) [fig. 27, 3] : c'est un pisiforme de Canidé mais il est environ le double de tous ceux attribués à *Canis etruscus;* les différences d'ordre morphologiques sont cependant faibles : la grande face articulaire est nettement quadrangulaire alors qu'elle est triangulaire chez *Canis*. Le corps de l'os ne présente aucune compression latérale comme chez l'Hyène ou chez *Felis*. La tubérosité postérieure est beaucoup moins développée que chez l'Ours. Les facettes d'articulation avec le cubitus et le pyramidal sont perpendiculaires l'une à l'autre comme chez les Canidés et non obliques comme chez les autres Carnivores.

2. — *Tibia* (CD-625) [fig. 27, 1] : ce tibia anormalement grand m'a paru devoir être séparé du groupe homogène des tibias de *Canis etruscus;* particulièrement long (191 mm), sa diaphyse grêle se termine par une extrémité distale large et lourde (22,1 mm) alors que sa diaphyse avec 11,7 mm de largeur reste, ainsi que son extrémité proximale (32,1 mm) dans les limites observées sur *Canis*.

Un petit détail morphologique s'ajoute à ces constatations : la distance médiane qui sépare les deux faces articulaires proximales en rapport avec le fémur est beaucoup plus grande que sur *Canis;* on sait que les *Cuon* sont plus lourds que les *Canis* et que les extrémités des os longs sont plus larges.

B. Comparaisons

Stehlin et de Grossouvre (1912) ont décrit dans la faune de Rosières, quelques restes de Canidés qu'ils attribuent dubitativement à un Cuon; la grande taille des dents, et en particulier une M^1 de structure complexe comme chez les *Canis*, ne permettait pas une détermination sûre.

Reprise par Thenius (1954), l'étude des *Cuons* d'Europe fit de grands progrès; l'auteur rapporte le Canidé de Rosières au *Cuon dubius* connu dans le Villafranchien de Chine (localité 18 près de Pékin, Pei 1939, Teilhard de

Source : MNHN, Paris

Chardin, 1940), en tant que sous-espèce: *Cuon dubius stehlini*. Je me permets de signaler ici que l'animal de Rosières paraît différer de celui de Chine par une taille beaucoup plus forte, ce qui rend son appartenance spécifique douteuse.

Dernièrement H. D. Kahlke (1961) a cité des restes de ce grand *Cuon* post-pliocène dans le niveau moyen de Mosbach (Mindel II); ce gisement aurait fourni la preuve entre autre que *Cuon dubius stehlini* avait encore sa M_3 inférieure et que la séparation des deux espèces *C. dubius* et *C. priscus* qui lui succède, date du Mindel II. L'auteur signale la présence d'un fémur à diaphyse élancée qui serait rapportable au *Cuon*.

On ne connaît donc pas, à l'heure actuelle, d'éléments du squelette attribuable de façon sûre au *Cuon* de Rosières, sauf sans doute le fémur de Mosbach; c'est la raison pour laquelle je pense préférable de désigner les restes de l'Escale sans certitude aucune, sous le nom de cf. *Cuon stehlini* [1].

CUON PRISCUS Thenius, 1954

Tableau 37.

Décrite en 1839 par Marcel de Serres, Dubreuil et Jeanjean, une mandibule droite de Canidé provenant du gisement de Lunel-Viel fut attribuée par Bourguignat (1875) à une nouvelle espèce de *Cuon : Cuon edwardsianus*.

La diagnose de l'auteur était fondée sur l'absence de M_3. Reprise par Harlé (1891) l'étude des Canidés prouvait qu'il n'y avait pas de *Cuon* dans le matériel de ce gisement. Ayant moi-même revu, à la Faculté des Sciences de Montpellier, la collection M. de Serres, j'ai pu vérifier le bien fondé des observations de Harlé.

Par contre, au cours des fouilles entreprises ces dernières années, nous avons pu exhumer des restes de *Cuon*, au total trois fragments de mandibules. Ceci permet de se demander si, dans le matériel des fouilles M. de Serres, il n'y avait pas effectivement du *Cuon* qui n'aurait pas été conservé à Montpellier; il existe cependant, dans ce matériel une mandibule de *Canis* sans trace de deuxième tuberculeuse que l'on peut facilement imaginer être l'objet de la controverse. Comme malheureusement, ce ne sont pas les planches de l'ouvrage de M. de Serres qui permettent une vérification, le « problème » du Cuon trouvé par M. de Serres ne sera jamais résolu.

A. Étude des mandibules de *Cuon* de Lunel-Viel (fig. 26)

Elles appartiennent à des animaux de forte taille. Aucune des demi-mandibules n'est complète mais chaque fragment porte la carnassière inférieure à talonide unicuspide caractéristique du *Cuon*. Sur 9-1103, la P_4 est en place et est précédée par les alvéoles des trois autres prémolaires; la carnassière est suivie de celui de la M_2.

La branche horizontale de la mandibule est cassée transversalement à l'alvéole de la canine et la fosse du masséter est incomplète.

La P_4 aiguë et tranchante porte à l'arrière un fort denticule postérieur; la partie antérieure, abrupte et effilée, ne montre pas de denticule mais un très léger ressaut que seul le toucher permet de déceler. La carnassière qui lui fait suite est entièrement tranchante, même le talonide est occupé par un très fort hypoconide médian et tranchant; l'endoconide est présent sous la forme d'une petite pointe peu développée; le paraconide et surtout le protoconide sont acérés et aigus; ce dernier porte un métaconide net mais mal isolé du corps de la dent. Les alvéoles dentaires correspondent pour la P_3 et la P_2 à des dents à deux racines; la P_1 n'en a qu'une; l'alvéole de la M_2 est large et correspond aussi à une dent à deux racines bien individualisées. Sur 9-2939 qui a conservé la tuberculeuse, l'étude de cette dent est intéressante. Le protoconide puissant est précédé par un bourrelet antérieur peu développé, la métaconide faible est reporté vers l'intérieur et l'hypoconide mal individualisé s'allonge en arête tranchante à la suite du protoconide. La dent est développée en épaisseur et n'a rien à voir avec ce que M. Boule (1927) a décrit sur les *Cuons* de l'Observatoire : « cette dent ressemble beaucoup par sa forme et ses dimensions à la seconde tuberculeuse (M_3) du Loup de nos pays »; celle du *Cuon* de Lunel-Viel serait plus apparentée avec la première tuberculeuse du Loup. Sur la carnassière qui la précède, je n'observe aucune variation par rapport à 9-1103 ni à 9-1165.

Le troisième fragment de mandibule (9-1165) porte seulement la carnassière inférieure qui est précédée par les alvéoles des quatre prémolaires qui sont de taille croissante de l'avant vers l'arrière.

Ces trois fragmenta de mandibule de *Cuon* présentent l'intérêt de provenir d'animaux adultes jeunes et de ne pas avoir subi d'usure dentaire.

1. Je préfère aussi ne pas employer le nom spécifique attribué à l'espèce chinoise, car des corrélations aussi lointaines me paraissent aléatoires.

Source : MNHN, Paris

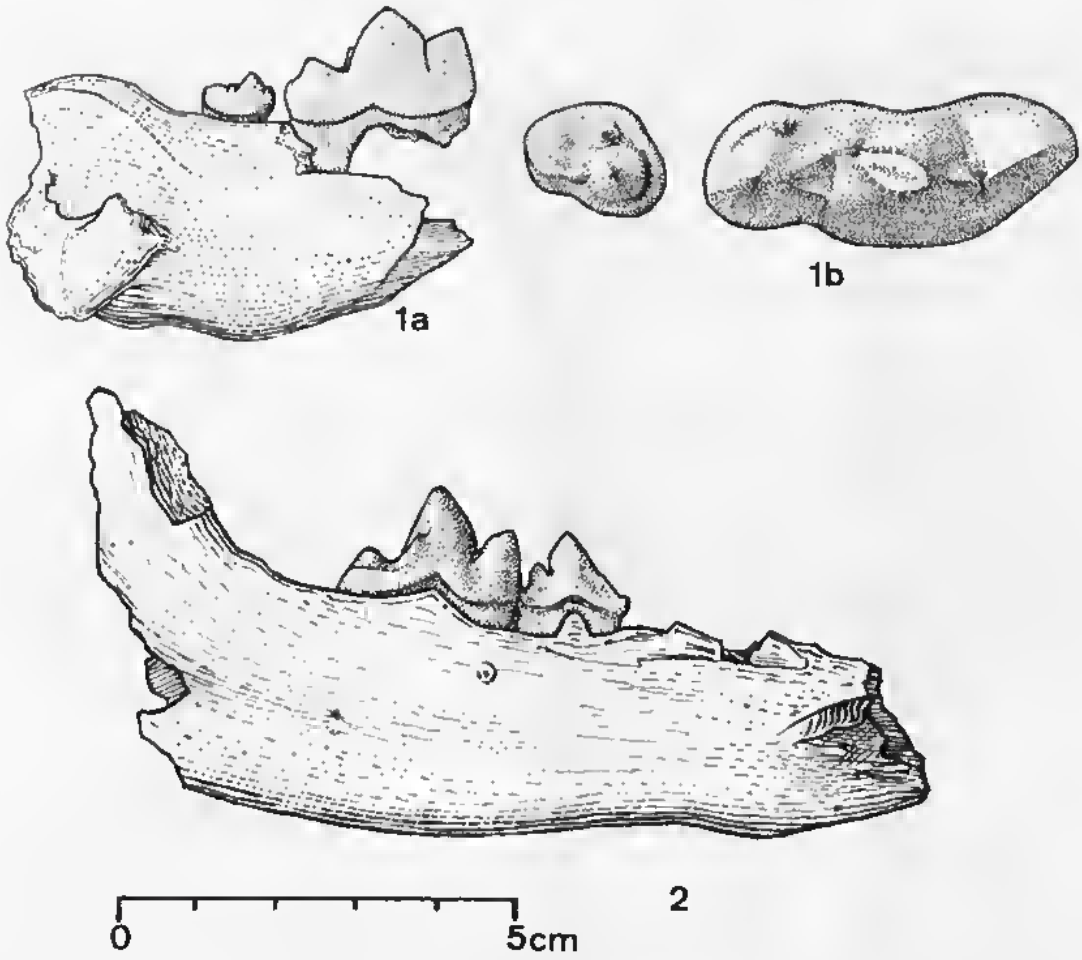


FIG. 26. — Dents de Cuonidés de Lunel-Viel

1. *Cuon priscus*, fragment de mandibule avec M_1 et M_2, côté droit (9-2932) : 1*a*. face externe; 1*b*. détail de la structure de M_1 et M_2, face occlusale × 2.

2. *Cuon priscus*, fragment de mandibule gauche avec P_4 et M_1, face interne (9-1102).

B. Rapports avec les *Cuons* du Quaternaire ancien et moyen d'Europe

1. *Hundsheim.*

Là encore, le premier gisement vers lequel il faille nous tourner est celui d'Hundsheim, près de Deutsch-Altenburg en Autriche. L'étude récente de E. Thenius (1954) sur les Canidés laisse une grande place à celle des *Cuons*. La similitude avec le Sud-Est de la France est frappante; l'auteur décrit les restes de plusieurs individus (trois demi-mandibules, deux maxillaires supérieurs, des dents isolées et des os longs qu'il rassemble sous le nom de *Cuon priscus* n. sp. Ces restes s'individualisent par rapport aux *Cuons* qui leur succèdent dans le temps (*Cuon alpinus europaeus*) et ceux qui les précèdent (*Cuon dubius stehlini* [1]).

Le *Cuon* d'Hundsheim correspond à la diagnose suivante : grosse espèce du genre *Cuon* dont la mandibule porte des prémolaires séparées; les prémolaires sont sans denticule antérieur; la M_1 porte un métaconide, un endoconide en forme de cingulum; la M_2 de contour rectangulaire montre un métaconide apparent.

1. Sous ce dernier nom, l'auteur entend le grand *Cuon* de Rosières dont il vient d'être question précédemment.

Source : MNHN, Paris

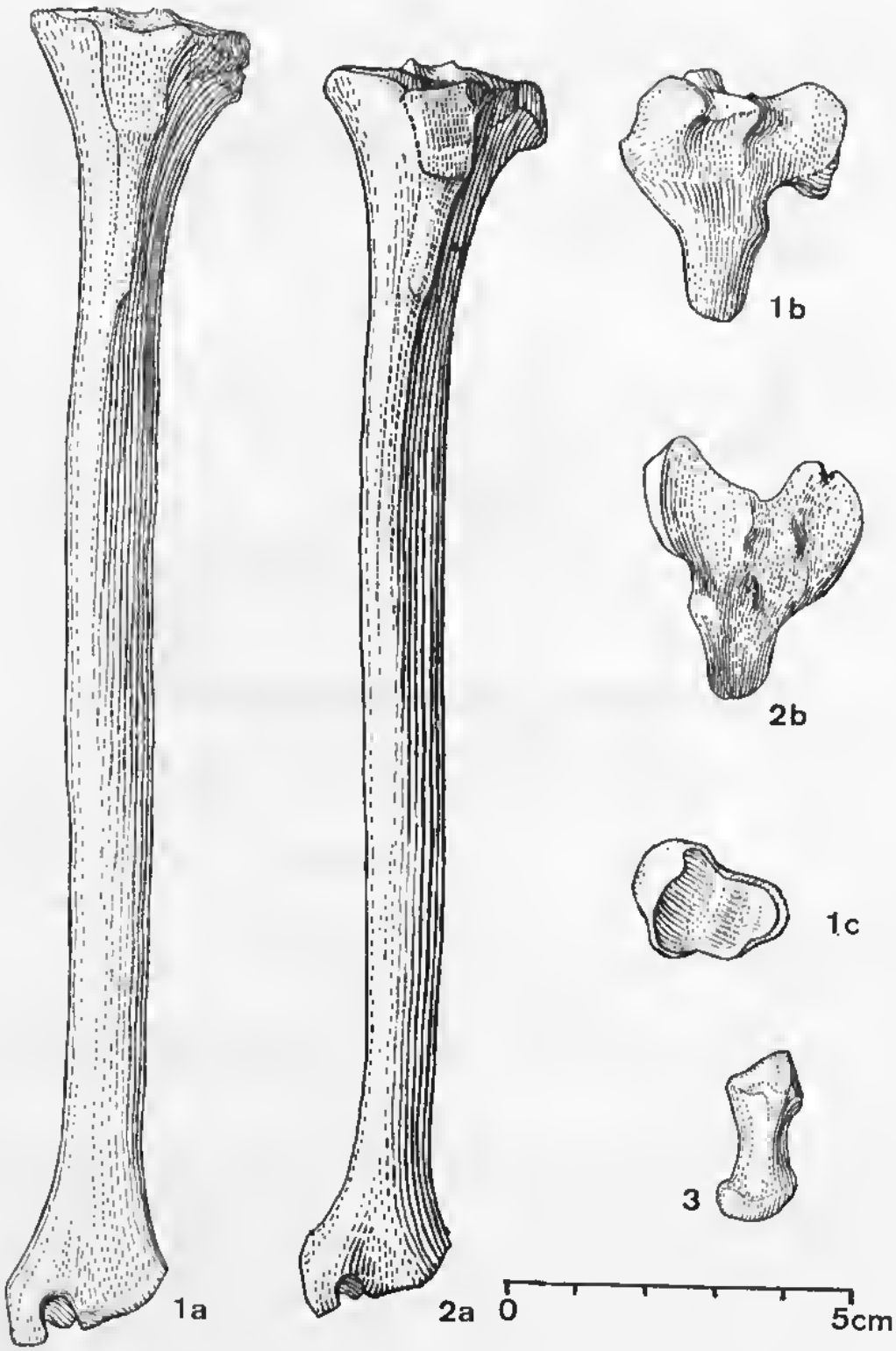


FIG. 27. — Tibias de Canidés

1. Tibia gauche de cf. *Cuon* sp., grotte de l'Escale : 1*a*. face supérieure; 1*b*. détail de l'extrémité proximale; 1*c*. face inférieure.
2. *Canis etruscus*, tibia gauche (CD-7000), grotte de l'Escale : 2*a*. face supérieure; 2*b*. détail de l'extrémité proximale.
3. Pisiforme de cf. *Cuon* sp. (G-7121), grotte de l'Escale.

Source : MNHN, Paris

2. *Mosbach.*

Cette diagnose est reprise en 1957 par H. Tobien; il constate, sur un fragment de mandibule de *Cuon* provenant de Mosbach, que la M_1 porte un cingulum interne au talonide ainsi que la M_2; ces caractères lui paraissent archaïques car ils se rapprochent de ceux du *Cuon* de Rosières, mais l'individu de Mosbach s'en distingue par sa taille qui le groupe nettement avec le *Cuon* d'Hundsheim. La mandibule de Mosbach présente des prémolaires serrées l'une contre l'autre (« dicht hintereinander ») ce qui a déjà été observé sur *Cuon alpinus europaeus* comme étant un caractère variable, et qui est aussi un caractère variable sur *Cuon priscus.*

Il est facile de constater que tant au point de vue métrique qu'au point de vue morphologique, c'est avec le *Cuon priscus* de Mosbach et d'Hundsheim que se groupe l'animal de Lunel-Viel.

3. *Rapport dentaire.*

En plus des mesures classiques, il m'a paru intéressant de calculer le rapport de la longueur de la carnassière inférieure/longueur de M_2; exceptionnellement chez les *Cuons*, ce rapport est physiologique: il représente bien le rapport de la longueur tranchante des molaires (la carnassière est intégralement tranchante) à la longueur broyeuse de ces mêmes molaires.

Les indices se groupent autour de 25,7 — 26,1 à Hundsheim, 24,8 à Mosbach et 26 à Lunel-Viel; on peut calculer un indice égal à 23 sur le *Cuon* de Rosières. Ceci confirme bien l'idée de H. Tobien selon laquelle le *Cuon* de Mosbach serait en position intermédiaire entre celui de Rosières et les *Cuons* d'Hundsheim. Il permet aussi de ranger avec plus de certitude l'animal de Lunel-Viel au même stade évolutif que le *Cuon* d'Hundsheim.

CUON ALPINUS Pallas

Tableau 38.

A. *Cuon alpinus fossilis* Nehring 1890

La révision du célèbre matériel de *Cuon* des brèches d'Heppenloch a été faite par K. D. Adam en 1959. Ces restes avaient fait l'objet d'une série de travaux de Nehring (1890-1891) et avaient été décrits par celui-ci sous le nom de *Cuon alpinus fossilis.*

Le Cuon d'Heppenloch est caractérisé par une P_4 sans paraconide, un faible bourrelet entoure à l'avant le protoconide et il y a deux pointes à l'arrière du métaconide. La M_1 porte un puissant métaconide appuyé au protoconide, le talonide comprend un fort hypoconide et un endoconide faible. Enfin, la M_2 a deux racines soudées; elle porte un puissant protoconide et un métaconide faible, le talonide un hypoconide bas; c'est une dent arrondie.

Comparativement à la diagnose du *Cuon priscus* deux faits ressortent : sur la M_1 l'endoconide est en forme de cingulum et la M_2 est de forme rectangulaire sur le *Cuon* d'Hundsheim, alors que l'endoconide est faible et la M_2 arrondie sur le *Cuon* d'Heppenloch.

Au point de vue métrique, une seule différence (elle est d'ailleurs en relation avec ces deux observations) : il y a une nette réduction de la M_2 à Heppenloch et les indices sont plus forts de l'ordre de 28,9-30,2 et 30,3 au lieu de 25,7 et 26,1 à Hundsheim. En individualisant les *Cuons* d'Heppenloch par rapport au *Cuon alpinus europaeus* d'une part, car il est plus primitif, et au *Cuon priscus* d'autre part, car il est plus progressif, K. Adam a certainement des raisons valables; on peut simplement se demander s'il s'agit effectivement d'un *Cuon alpinus* archaïque à grosse M_2 comme le pense K. Adam ou bien d'un *Cuon priscus* évolué, à tuberculeuse réduite, car il se rapproche de ce dernier par sa grande taille.

Je n'ai pas trouvé l'équivalent du *Cuon alpinus fossilis* dans le Midi de la France, mais il était nécessaire de donner la définition et les caractéristiques de cette sous-espèce car elle permet de faire la liaison avec ce qui va suivre.

B. *Cuon alpinus europæus* Bourguignat, 1868

C'est le Midi de la France qui a fourni à Bourguignat le type de son espèce : *Cuon europaeus*, trouvé dans la caverne de Mars à Vence (Alpes maritimes) [1]. Quelques années plus tard, Filhol (1889) puis Harlé

1. D'après H. de Lumley (1965) la grotte de Mars contient plusieurs niveaux, la faune et en particulier les restes de Cuon proviendraient de la couche 2 (argile plastique rouge) datée de la deuxième partie du Riss-Würm par cet auteur.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 38. — *Mandibules de Cuons (Quaternaire ancien et moyen)*

Mesures	Villa-franchien ?	Mindel (?)			Mindel II	Mindel-Riss									Riss (?)
	Rosières (France) Stehlin, 1912	Hundsheim (Autriche) Thenius, 1954			Mosbach (Allem.) Tobien, 1957	Lunel-Viel (France)			Heppenloch (Allemagne) Adam, 1959						Fontéchevade (France) C. Arambourg 1958
		IV-495	IV-74	IV-559		9-1103	9-1165	9-2932	1	2	2	3	4	5	
C Longueur	–	–	11,6	11,0	–	–	–	–	–	–	–	11,0	–	–	–
Largeur	–	–	7,7	7,3	–	–	–	–	–	–	–	7,2	–	–	–
P_1 Longueur	18 env.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Largeur	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
P_2 Longueur	–	9,1	8,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Largeur	–	4,6	5,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
P_3 Longueur	–	10,6	10,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9,9	–
Largeur	–	5,0	5,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11,1	–
P_4 Longueur	–	13,7	14,0	14,5	–	14,8	–	–	–	–	–	–	–	14,8	–
Largeur	–	6,8	6,8	6,7	–	7,0	–	–	–	–	–	–	–	7,2	–
M_1 Longueur	30 env.	23,2	23,3	24,0	25,1	23,3	23,9	24,2	24,0	24,5	24,6	–	–	24,5	24,8
Largeur	–	9,8	9,8	9,5	9,7	9,2	9,2	9,5	9,0	9,0	9,3	–	–	9,6	–
M_2 Longueur	13,0	9,0	8,9	–	10,1	9 env.	–	9,3	8,3	8,1	8,1	–	8,2	–	(8,3)
Largeur	9,5	7,2	6,9	–	7,6	–	–	7,4	7,2	6,5	6,5	–	6,4	–	–
Longueur carnassière / Longueur tuberculeuse	23,0	25,7	26,1	–	24,8	26	–	26,0 env.	28,9	30,2	30,3	–	–	–	28 env.

Source : MNHN, Paris

(1891) rapportent deux mandibules de *Cuon* provenant de Malarnaud à deux espèces différentes : *Cuon europaeus pyrenaicus* et *Cuon Boureti* [1]. Ce n'est qu'en 1927 que Marcellin Boule réunira ces divers spécimens au magnifique matériel de la grotte de l'Observatoire (au moins cinq individus) sous le nom de *Cuon alpinus europaeus*. L'étude de M. Boule est très précise.

Il est nécessaire de rappeler ici les caractères spécifiques du *Cuon alpinus europaeus :*

C'est un animal de faible taille (voir tabl. 38 où j'ai groupé les mesures de *Cuon,* auquelles j'ai joint celles que j'ai pu prendre moi-même au Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco où est déposé le matériel paléontologique de la grotte de l'Observatoire) ; la longueur de la carnassière inférieure est de 21 mm. Au point de vue morphologique, la P_4 présente parfois un denticule antérieur ce qui est assez étonnant, car on ne le retrouve absolument pas sur aucune espèce actuelle de Cuon ; ce denticule est un caractére constant par contre ches les Lycaons : cependant les restes de l'Observatoire appartiennent hien à un *Cuon* car toutes les mandihules n'ont qu'une seule tuberculeuse alors que les Lycaons en ont deux par demi-mandibule.

Comme M. Boule le dit trés justement « quant au caractère tiré de la conformation de la 4e prémolaire inférieure, il perd toute valeur du fait de son inconstance ». On peut alors s'étonner de retrouver dans certains travaux récents la présence de ce denticule antérieur considéré comme caractère spécifique. La carnassiére, en dehors d'une plus forte taille par rapport à l'actuel et plus faible par rapport au groupe *priscus*, ne présente sur son talon « qu'une seule pointe correspondant au denticule externe ».

La M_2 par contre est petite et arrondie : la couronne est dominée par un denticule principal (protoconide) suivi d'un denticule plus petit (hypoconide) : elle correspond à la morphologie de la M_2 de *Canis*.

Comme le dénotent clairement ces caractères, le *Cuon* de Monaco possède une tuberculeuse inférieure plus réduite (7,0 mm) que le *Cuon* de Lunel-Viel (9,3 mm) : l'indice longueur de la carnassière inférieure/ longueur de la tuberculeuse est égal à 30 à Monaco.

Au point de vue stratigraphique les *Cuons* de Monaco ont été recueillis dans tous les niveaux du remplissage depuis le foyer *i* (7,50 m de profondeur) jusqu'au niveaux aurignaciens G, F et E.

Il apparaît clairement que le *Cuon* de l'Observatoire est différent de celui de Lunel-Viel et de l'espèce *priscus* et que deux groupes différents de *Cuons*, peut-être trois, se sont succédés dans le Sud-Est de la France durant le Quaternaire.

Relations existant entre les différents groupes de *Cuons Quaternaires* et conclusions

Pour E. Thenius, affirmer que le *Cuon priscus* est l'ancêtre du *Cuon alpinus europaeus* parait difficile à prouver «schwer zu entscheiden». Telle n'est pas l'opinion de K. Adam (1959) pour lequel il n'existe qu'une seule espèce au Quaternaire moyen et supérieur *Cuon alpinus priscus*, puis *Cuon alpinus fossilis* puis *europaeus*.

Pour comprendre, essayons de remettre les *Cuons* français connus dans un cadre stratigraphique valable.

Le plus ancien, le *Cuon* de Rosières, est associé à une faune épivillafranchienne avec *Rhinoceros etruscus-mercki, Equus cf. stenonis* var. *major* et *Megaceros dupuisi*. On peut le mettre en parallèle avec les restes de Moshach trouvés avec *Rhinoceros etruscus, Mammonteus trogontherii, Palaeoloxodon antiquus, Hippopotamus antiquus, Canis mosbachensis, Cuon priscus, Ursus deningeri*, etc. C'est un Cuon de grande taille et il porte une grosse tuberculeuse inférieure à deux racines.

Cuon priscus trouvé dans le Mindel-Riss de Lunel-Viel est le méme que celui trouvé à Hundsheim d'âge Mindel ou Mindel-Riss et à Moshach, niveau Mindel II, où il semblerait que les deux espéces de Cuons (*C. stehlini* et *C. priscus*) aient été contemporaines. Il n'est pas très éloigné de la sous-espéce *fossilis* de la hréche d'Heppenloch datée du Mindel-Riss.

A ce stade, je pense nécessaire d'intégrer le Cuon de Fontéchevade (Charente) dont Mademoiselle Henri-Martin a eu la gentillesse de me procurer un moulage. La mandibule provient d'un animal très âgé et ne porte pas la M_2 ; j'ai cependant essayé de calculer grâce à la longueur de l'alvéole l'indice longueur de la carnassière/longueur de la M_2 : il est de 28,1 environ. Cet alvéole de la tuberculeuse montre la présence de deux petites racines presque parallèles et non soudées, différentes de celles de Lunel-Viel qui sont fortes et divergentes. L'animal de Fontéchevade est à peu près comparable aux Cuons d'Heppenloch, c'est-à-dire qu'il est de grande taille avec une M_2 petite à racines réduites ; la seule différence est que sur le Cuon d'Heppenloch ces racines sont soudées, alors qu'elles ne semblent pas l'être à Fontéchevade.

1. D'après M. Boule (1927), ces mandibules proviennent des couches moustériennes ayant livré des restes d'Homme de Néanderthal.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 39. — *Dents inférieures de* Cuon alpinus europaeus *de divers gisements français*

Mesures	Riss et Würm — Observatoire [1] (M. Boule et de Villeneuve, 1927)					Riss-Würm	Würm		Actuel
	2-1987	3-1987	1-1987	2-1991	2-1990	Mars (Bourguignat, 1875)	Malarnaud		*Cuon alpinus* (Boule, 1927)
							E. Harle 1875	Filhol *in* Harle, 1891	
Longueur des prémolaires et des molaires	65	66	–	67	64,5	69,5	68	72	–
Longueur de la carnassière	21	21	–	21	21	21	22	–	20
Longueur des prémolaires	39	42,5	42	40,5	35	–	–	41	–
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	24,5	25,5	25,5	28	27,9	26,0	26,0	26,0	–
Longueur M_2	–	7,0	–	–	–	7,5	–	8,5	6
$\frac{\text{Longueur } M_1}{\text{Longueur } M_2}$	–	30,0	–	–	–	28,0	–	–	33,3

1. Ces mesures ont été complétées par mes soins au Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco.

Source : MNHN, Paris

La carnassière inférieure de Montsaunès (Pyrénées) probablement d'âge Mindel-Riss, dont Harlé donne la description (1895) et les figures (1899), est malheureusement incomplète; elle paraît cependant bien se rapporter aussi à l'espèce *priscus*. Elle se distingue de celle de Malarnaud par son talonide (« il n'y a pas d'autres traces de la pointe intérieure qu'une diminution de la pente du talon ») alors que Harlé signale à Montsaunès « un petit rebord très net déterminant un vallon entre lui et la pointe extérieure, laquelle n'occupe ainsi qu'une partie de la largeur du talon ».

J'ai pu mesurer ces figures et les comparer avec les éléments de Lunel-Viel, elles sont tout à fait comparables entre elles.

On trouve dès le Rissien de la grotte de l'Observatoire des Cuons du groupe *Cuon alpinus*, au Riss-Würm dans la grotte de Mars, au Würmien à Malarnaud et à Las Maretas (Pales, 1929), associés à des industries moustériennes; le Cuon a peut-être dépassé la fin du Moustérien puisque l'Aurignacien de l'Observatoire a probablement livré quelques restes de cet animal. Il se caractérise alors par une taille moyenne et une petite tubereuleuse (à racine unique ou à racines soudées) et l'apparition sporadique d'un denticule antérieur à la P_4.

En Europe moyenne, le groupe *Cuon alpinus europaeus* est peu répandn : Ofenberger Höhle et Repolüst Höhle (M. Mottl, 1952) en Steiermark; Certovà Dirà et Sipkà dans les Märren (Nehring, 1891) sont les seuls gisements où sa présence soit sûre.

Plus au Sud, en Italie, c'est un animal très rare : on le retrouve à la grotte d'Equi (Del Campana, 1923) et à Bucca del Tasso (Fabiani, 1923); il est alors associé à des industries moustériennes comme d'ailleurs en Suisse à la grotte de Cotencher (Stehlin, 1935) et en Espagne à La Blanca, province de Burgos (Schlosser, 1923).

Cette énumération serait incomplète si nous n'ajoutions pas le Cuon de Sardaigne décrit en 1873 par Forsyth Major et rapporté par cet auteur à une nouvelle sous-espèce, le *Cuon sardous* (brèche de Bonaria près de Cagliari et grotte de Capo Caccia). Son étude, reprise par Stehlin, démontre qu'il s'agit probablement d'un *Cuon alpinus* mais à squelette frêle et dentition gracile qui présente la particularité d'avoir une M_3 à la mandibule; l'auteur n'attache aucune importance à ce caractère. A la suite de la découverte de nouvesux documents de *Cuon dubius stehlini* à Mosbach qui possèdent encore une M_3, on peut se demander si, au contraire, la présence de la M_3 n'est pas la preuve que le Cuon de Sardaigne s'est détaché à une époque fort ancienne (Mindel par exemple) de la souche continentale. Pour assurer cette hypothèse, il faut remarquer que Stehlin note que « c'est la carnassière de Montsaunès... qui se rapproche le plus des sujets sardes »; le Cuon de Sardaigne possède sûrement des caractéristiques que l'on peut noter comme archaïques (présence d'une M_3, talonide de la carnassière avec un bourrelet interne), et d'autres (taille faible et dentition grêle) qui paraissent plutôt en relation avec une dégénérescense de l'espèce.

Tout se passe donc comme s'il y avait en Europe, un lignée générale d'évolution caractérisée par la réduction de la taille et la diminution de la M_2, ce dernier fait tendant à une augmentation du caractère tranchant de la dentition. La forme *Cuon alpinus fossilis*, avec sa M_2 soudée, formant transition entre *Cuon priscus* et *Cuon alpinus europaeus*, le *Cuon alpinus* actuel peut alors se placer au sommet de cette lignée dont il représente l'élément le plus spécialisé (indice d'environ 33).

Cependant, le fait que l'on n'ait jamais observé de formes de transition vraiment nettes, que le *Cuon priscus* ne présente *jamais* de denticule antérieur à la P_4 comme *Cuon alpinus europaeus*, qu'il y ait une « cassure » d'ordre métrique entre les deux groupes (qui se voit particulièrement bien sur la longueur de la carnassière inférieure), et qu'en France ont ait trouvé très proche dans le temps la forme de Fontéchevade (*type priscus*) et celle de l'Observatoire (type *alpinus*), permet de voir les choses s'ordonner autrement. Il ne paraît pas possible d'établir une filiation certaine d'un groupe à l'autre car le matériel est trop rare. Il semble plutôt que trois vagues différentes se soient succédées en Europe méridionale, et que les éléments que nous étudions ne soient que les témoins d'une évolution dont l'action principale se déroulait probablement dans des régions plus orientales (Chine, par exemple).

Enfin, pour expliquer la disparition des *Cuons* en France, il suffit de connaître la biologie des *Cuons* actuels; ceux-ci évitent les paysages découverts et se plaisent dans les zones montagneuses couvertes de forêts épaisses et giboyeuses : on comprend alors facilement pourquoi c'est dans les gisements d'Europe moyenne qu'ils sont le plus abondants; le Midi de la France, en particulier, ne présente pas actuellement un biotope favorable à cette espèce; on comprend alors sa disparition au Würm III, précédée probablement d'une raréfaction progressive dès la fin du Moustérien.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

FAMILLE DES *HYAENIDAE*

I. GENRE *HYAENA* BRISSON, 1762

HYAENA PRISCA M. de Serres, 1828

Tableaux 40, 41, 42, 43, 44.
Planches IX à XII.

Les restes d'*Hyaena* trouvés dans le Sud-Est de la France sont rares; néanmoins ils sont d'un très grand intérêt au point de vue paléontologique. Les éléments les plus anciens, géologiquement parlant, proviennent du gisement de l'Escale; ceux de Lunel-Viel sont un peu plus récents et plus abondants.

A. Grotte de l'Escale

1. *Dentition supérieure* (fig. 35) :

Elle est représentée par une incisive latérale supérieure (B-3101), une incisive médiane (B-7201) et une P^3 droite (H-971). La P^3 est caractérisée par une forme trapue et élargie avec un tubercule postéro-latéral. Un fort cingulum cerne le collet de la dent du côté interne; il a tendance à former dans l'angle antéro-interne un denticule mal détaché du corps de la dent. Du côté externe (face labiale), il n'y a pas de bourrelet net. Malgré une certaine usure, il est évident que la dent n'était pas aussi haute que sur la *Crocuta* et qu'elle est plus trapue; elle mesure 24,2 mm de longueur totale sur 17,6 mm de largeur.

2. *Dentition inférieure* (fig. 28).

Une demi-mandibule droite (B-39) est actuellement le plus bel échantillon d'*Hyaena* qu'ait fourni à ce jour la grotte de l'Escale.

La branche horizontale est complète et la branche verticale est cassée transversalement à la fosse massétérienne.

Le trait typique est la rectitude du bord inférieur, alors que sur la *Crocuta* la branche horizontale est fortement arquée et gonflée sous la carnassière inférieure.

La fosse massétérienne est très creusée sur *Crocuta* et atteint le plus souvent le niveau antérieur du protoconide de la carnassière inférieure alors que sur la mandibule de l'Escale la fosse massétérienne reste nettement en arrière de la carnassière, à environ 12 mm du talonide de celle-ci.

Les prémolaires sont munies d'un parastylide qui est très développé.

La P_2, courte et trapue, précède une P_3 massive et large composée d'un parastylide fort, d'un protoconide puissant et haut, et d'un métastylide assez développé. Sur la P_4, le métastylide mime un début de talonide.

La carnassière inférieure est très caractéristique avec un talonide relativement développé et large; c'est une dent courte qui porte un métaconide développé et un fort bourrelet antéro-externe.

L'ensemble de ces caractères permet d'attribuer cette mandibule au genre *Hyaena*.

Une autre demi-mandibule droite (C-907) porte seulement la carnassière. La dent est haute, à peine usée; elle porte un talonide à une seule cuspide (l'hypoconide) situé dans le prolongement du tranchant principal de la dent et plus spécialement du protoconide, l'endoconide est réduit à l'état de bourrelet. La

Source : MNHN, Paris

partie tranchante antérieure de la dent est composée du paraconide puissant, précédé par un fort bourrelet antéro-externe, et du protoconide qui porte un fort métaconide bien individualisé. Les alvéoles des dents antérieures ne sont pas étudiables. La branche mandibulaire est plus basse que sur B-39.

Le matériel d'Hyaenidés de l'Escale ne trouve sa signification réelle qu'avec l'étude comparative du matériel trouvé à Lunel-Viel.

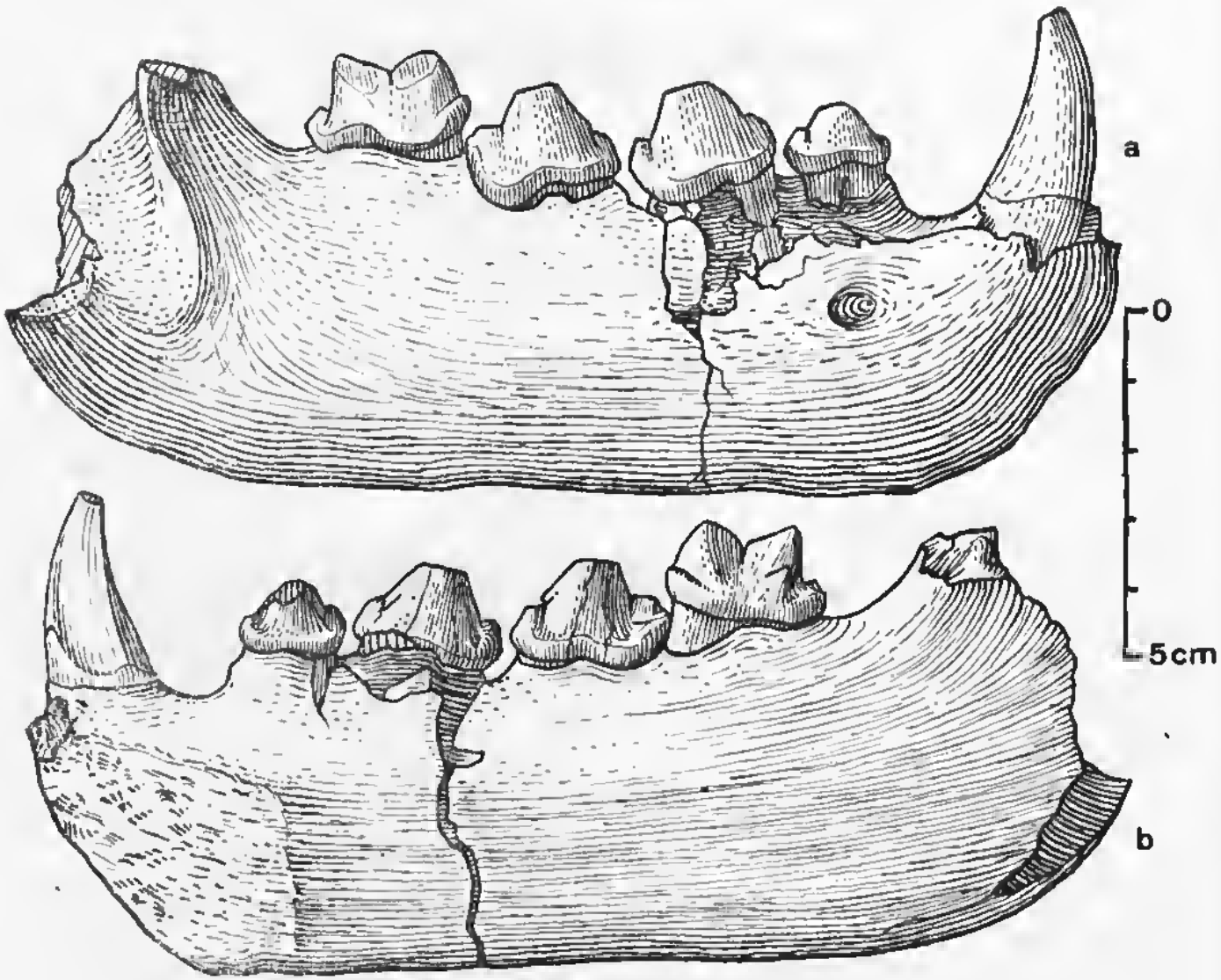


FIG. 28. — *Hyaena prisca*, grotte de l'Escale

Demi-mandibule droite (B-39) : *a*. face externe; *b*. face interne

B. Grotte de Lunel-Viel

1. *Crâne et dentition supérieure* (Tabl. 40) :

Deux crânes d'*Hyaena* ont été trouvés au cours de la campagne de fouilles de juillet 1966. L'un provient des sables rouges de la zone V, l'autre de la fouille principale (zone I) couche 5.

Leur étude est faite comparativement à l'Hyène striée (fig. 29) et à l'Hyène tachetée.

Source : MNHN, Paris

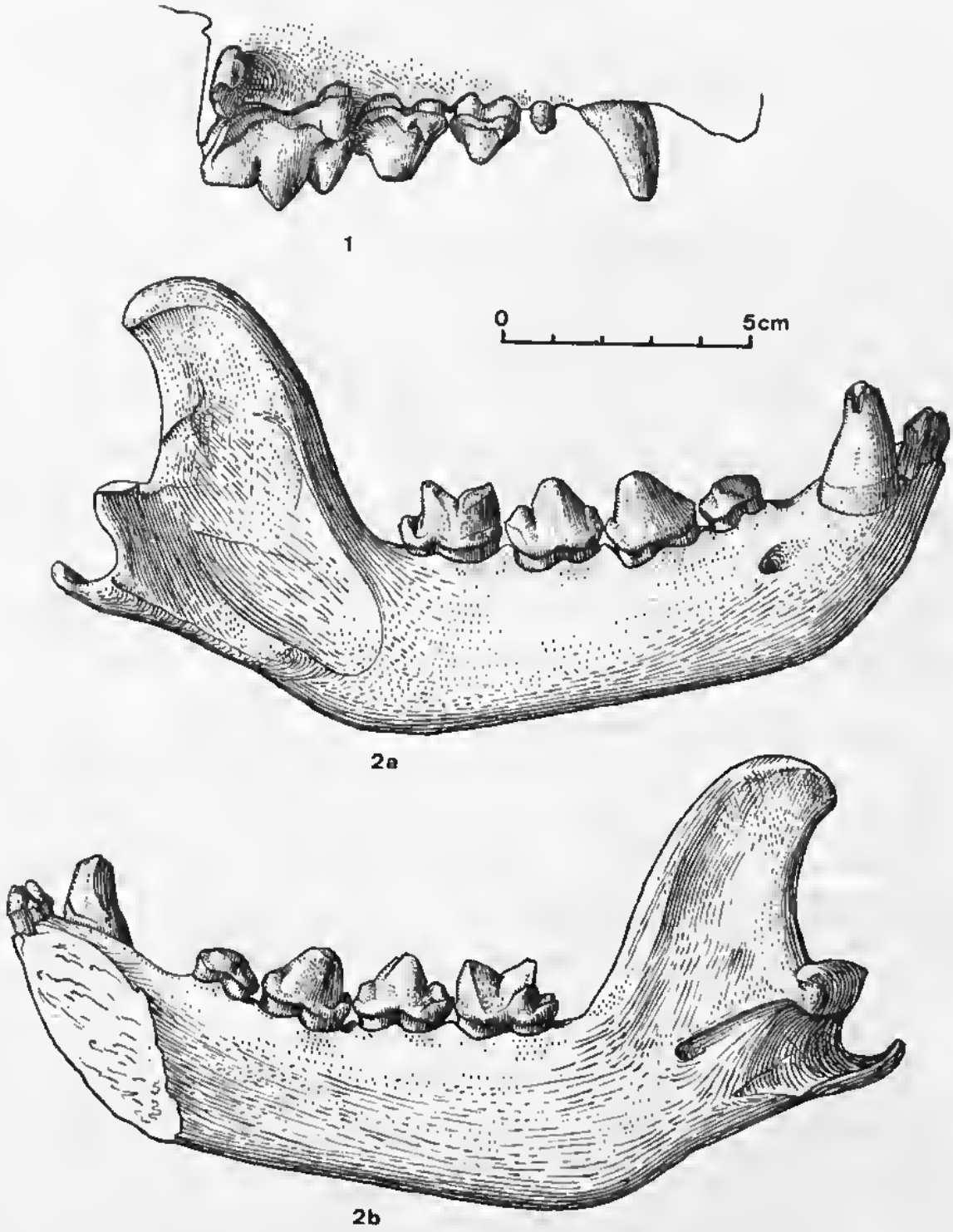


FIG. 29. — *Hyaena striata* actuelle

1. Mâchoire supérieure gauche, face interne, collection I.P.H. (G-1938, 4).
2. Demi-mandibule droite, collection I.P.H. (G-1938,4) : 2*a*. face externe; 2*b*. face interne.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 40. — *Crânes d'*Hyaena prisca (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	LVI-5-3909	LVV-10097
Longueur totale	265 env.	275 env.
Largeur maxima	90 × 2	190
Hauteur maxima	105 env.	115 env.
Longueur totale du palais (incisives non comprises)	120 env.	125 env.
Largeur du palais mesurée entre le talon des carnassières	58 env.	58 env.
Largeur du palais mesurée entre les canines	38,0	38,8
Longueur totale condylo-basale	240 env.	245 env.
Longueur totale de la rangée dentaire	120 env.	125 env.
Longueur des dents molaires	78 env.	83 env.
P^1 Longueur	6,7	6,9
Largeur	6,2	6,3
P^2 Longueur	17,5	18,3
Largeur	11,8	11,9
P^3 Longueur	22,9	23,8
Largeur	17,2	17,4
P^4 Longueur	34,2	34,9
Largeur	20,9	21,6
M^1 Longueur	–	6,8
Largeur	–	15,3
Rapport de la longueur des prémolaires à la longueur de la carnassière ramenée à 100 :		
P^3	66 env.	68 env.
P^2	51 env.	52 env.
P^1	17 env.	19 env.
Longueur P^4/Longueur P^3 + Longueur P^2	84	82
Longueur du métacône de la carnassière	10,4	10,7
Longueur totale de la carnassière/Longueur du métacône	32	32

LVV-10097 (Pl. X et XI — fig. 32)

C'est un crâne d'animal adulte, particulièrement bien conservé, avec une dentition presque complète; seule la canine gauche manque.

Il est caractérisé, par sa forte taille, la forme de l'orbite fermée au trois quart comme sur l'*Hyaena* actuelle (elle est plus ouverte chez la *Crocuta*), sa boîte crânienne moins haute que sur la *Crocuta*. Sur la face supérieure, les os nasaux longs et un frontal large donnent un museau plus allongé et moins ramassé que sur *Crocuta*, assez comparable à celui de l'Hyène striée actuelle chez laquelle les os nasaux, cependant, sont encore plus étroits. L'orifice des os nasaux est relativement plus important que chez l'Hyène striée actuelle et plus large que chez la *Crocuta*.

La boîte crânienne elle-même est étroite, surmontée et terminée par une crête pariétale très allongée et puissante, du même type que celle que l'on observe sur un crâne de *Crocuta* (LVI-2677) : sans aucun doute s'agit-il du crâne d'un mâle. Cette crête pariétale est cependant beaucoup plus basse et plus allongée vers

Source : MNHN, Paris

l'arrière que sur *Crocuta* et l'actuelle *Hyaena striata;* le sous-occipital est orienté à l'oblique alors qu'il est presque perpendiculaire chez *Crocuta* et sa partie antérieure débute immédiatement en arrière de l'orbite, c'est-à-dire beaucoup plus en avant que sur *Hyaena striata* et sur *Crocuta.*

Le profil du crâne est très caractéristique : chez *Crocuta* il est abrupt et le frontal plonge vers l'avant; chez l'Hyène striée, il est en pente douce à partir du haut du frontal jusqu'à l'extrémité des os nasaux; chez le fossile, le frontal est peu bombé entre les orbites, le départ de la crête pariétale s'amorce par un plissement et un pincement médian de l'os frontal qui n'existe ni sur l'Hyène striée, ni sur l'Hyène tachetée. Ce qui différencie ce crâne de celui de l'Hyène striée c'est la présence de véritables bosses situées au niveau de la limite fronto-maxillaire : celà crée une dépression du maxillaire au niveau de la ligne médiane des orbites, dépression inexistante chez *Crocuta* et à peine esquissée sur l'Hyène striée actuelle.

Le terme de « bosses frontales » fait immédiatement penser à la description que M. Boule fit de l'*Hyaena brevirostris* de Sainzelles : il ne s'agit en aucun cas d'un profil comparable; sur l'Hyène de Sainzelles, les bosses frontales sont surajoutées à un profil de museau court et ramassé de *Crocuta*, alors qu'à Lunel-Viel, ce profil est celui d'un museau allongé.

L'arrière crâne présente deux occipitaux triangulaires, à bords supérieurs obliques; ils sont beaucoup plus concaves que sur l'Hyène striée actuelle et la crête occipitale se prolonge plus loin vers l'arrière.

La robustesse des arcades zygomatiques contraste énormément avec l'aspect grêle de celles de l'Hyène striée actuelle. La cavité glénoïde présente comme chez tous les Hyaenidés, une apophyse post-glénoïdienne très développée du côté interne et pratiquement pas de rebord antérieur. Contrairement à *Crocuta*, la gouttière glénoïdienne est très creusée comme chez l'Hyène striée actuelle et même un peu plus. Les bulles tympaniques sont gonflées, allongées le long de leur axe longitudinal et l'apophyse paroccipitale qui couvre la partie postérieure de la bulle descend plus bas que le niveau de la bulle. Cette apophyse se moule étroitement sur la bulle et sa partie inférieure, après une dépression transversale assez accentuée, se prolonge plus loin vers le bas que chez *Hyaena striata* actuelle. Le palais est très caractéristique; il est régulièrement concave chez *Crocuta* alors qu'il est irrégulièrement bosselé et assez plan chez l'Hyène striée actuelle et sur le fossile; il est beaucoup plus large chez le fossile.

Dans l'implantation des dents, ce sont les P^2 et P^3, implantées à l'oblique par rapport à l'axe du palais, qui sont caractéristiques. C'est une disposition très différente de celle des prémolaires placées côte à côte en arc dentaire continu de *Crocuta.*

La taille des prémolaires décroit très régulièrement de l'arrière vers l'avant comme sur l'*Hyaena* actuelle; au contraire, sur *Crocuta* la P^3 est une dent de taille particulièrement forte. Il faut noter sur le fossile une grosse tuberculeuse.

Enfin la morphologie dentaire est très caractéristique. Les incisives sont d'une taille inférieure à celle de *Crocuta* mais un peu plus grandes que chez l'Hyène striée actuelle; les canines sont grêles. La P^1 est comparable à celle de *Crocuta*, quand elle en a une; elle est gemmiforme. Sur le fossile, tous les denticules antérieurs et postérieurs des prémolaires médianes sont hypertrophiés, et le cingulum interne qui borde le collet forme une avancée dans l'angle postéro-interne de la dent; ceci est à peine visible chez l'Hyène striée actuelle.

La P^2 est gonflée transversalement et moins ramassée que sur *Crocuta* le protocône est accompagné de deux forts denticules, l'un antérieur, et l'autre postérieur; sur *Crocuta*, le premier n'existe pas, le second est peu développé.

La P^3 est faible par rapport à son homologue chez *Crocuta.* Elle possède aussi des denticules antérieur et postérieur puissants; le cingulum, qui entoure la base de la partie interne du collet de la dent, isole dans l'angle postéro-interne un replat complètement inexistant chez *Crocuta.* H-971 de la grotte de l'Escale est tout à fait identique à cette description.

La carnassière supérieure est courte avec un talon placé à angle droit par rapport au parastyle alors qu'il est nettement oblique et dirigé vers l'avant chez *Crocuta*; le protocône est haut, le métacône est très court par rapport à celui de *Crocuta* et analogue à celui de l'Hyène striée; comme chez cette dernière, un cingulum interne cerne le collet de la dent.

Comme le montre un fragment de mâchoire supérieure de jeune adulte provenant des collections Marcel de Serres (n° 98), le talon est plus haut et plus large que sur l'Hyène striée actuelle.

Une grosse tuberculeuse disposée à angle droit de la carnassière supérieure, dont elle touche le métacône, est beaucoup plus allongée transversalement que sur l'Hyène striée actuelle.

L'aspect général de cette dentition est très différent de ce que l'on observe chez *Crocuta* et ne peut se confondre avec cette dernière car elle est plus massive et plus strictement broyeuse.

Source : MNHN, Paris

Le crâne 5-3909 (Pl. 30) présente les mêmes caractéristiques que LVV-10097, mais il provient d'un animal adulte âgé; la carnassière et la canine sont très usées. La dentition est incomplète, il manque C, P^1, P^3, P^4 et M^1 du côté droit, mais sur les dents toutes présentes du côté gauche, on peut voir les mêmes caractéristiques dentaires morphologiques et métriques que sur le crâne de la zone V. La seule différence notable vient du fait que le crâne de la couche 5 paraît posséder des bosses frontales plus accentuées que celles du crâne de la zone V; ceci est peut-être dû à une déformation *post-mortem* des os nasaux qui saillent anormalement au-dessus des maxillaires.

2. *Mandibule et dentition inférieure* (Tabl. 41) :

a. Le meilleur spécimen de mandibule d'*Hyaena* des grottes de Lunel-Viel provient de la zone V (limons rouges — 10010) (fig. 30).

C'est une demi-mandibule droite avec toute sa dentition. La présence à côté d'elle d'une esquille provenant du haut d'une branche montante de mandibule gauche d'Hyène permet d'imaginer que la mandibule était complète et que la branche gauche a été enlevée et détruite parce qu'elle était restée à la surface du gisement.

Le corps mandibulaire a la forme caractéristique de la demi-mandibule de l'Escale. La branche horizontale se distingue par son bord inférieur rectiligne, la fosse massétérienne puissante ne se termine pas sous la carnasaière mais en arrière de celle-ci, le crochet subangulaire est allongé en forme de lame et émet du côté interne un prolongement fin qui est exceptionnellement bien conservé. Chez la *Crocuta*, ce lobe est épais et court; il n'est pas excavé longitudinalement comme chez le fossile. Par rapport à l'Hyène striée actuelle, la branche horizontale de l'os mandibulaire est plus puissant et plus haute, la branche montante, plus large, mais elle reste cependant plus droite et plus fine que sur la *Crocuta*. Parmi les trois incisives, la médiane est la plus petite et la table d'usure est perpendiculaire à l'axe de la dent sur les deux premières; sur l'incisive latérale, la plus forte, cette table d'usure est rejetée du côté interne. La canine est puissante; son arête longitudinale est très visible, située plutôt du côté lingual.

Le diastème entre la canine et la P_2 est net et mesure environ un centimètre. Les prémolaires, trapues et massives, sont implantées un peu obliquement « en tuile de toit ».

Sur la P_2, le protoconide est puissant et large; il porte à l'avant un léger bourrelet — reste de parastylide? — très peu individualisé mais beaucoup plus net qu'il ne l'est sur une P_2 de *Crocuta* et d'Hyène striée actuelle. Le denticule postérieur ou métastylide est large et bas, il mime un début de talonide.

Sur la P_3, le denticule antérieur est bien développé : il n'existe ni sur la P_3 de *Crocuta* ni sur celle d'Hyène striée. Il s'agit là d'un détail très important qui permet de distinguer les prémolaires de l'*Hyaena* fossile de celles d'Hyène striée et de *Crocuta* chez laquelle le parastylide est réduit au point de n'être vraiment distinct que sur la P_4. Le protoconide est large et plus bas que chez la *Crocuta*. Le métastylide est beaucoup plus fort mais il est comprimé par l'avant de la P_4 dans l'angle postéro-interne.

La dernière prémolaire est basse, encore plus élargie à sa base que celle qui la précède, avec des denticules antérieur et postérieur bas et puissants. Elle est cernée au collet, comme la carnassière et la P_3 de l'hyène striée, par un bourrelet externe.

L'aspect général des prémolaires est massif, non félinoïde comme chez *Crocuta*, chez laquelle la protoconide des prémolaires est haut, fortement incliné vers l'arrière et limité à l'avant par une arête tranchante; cette arête est moins nette chez l'Hyène striée, elle est inexistante chez le fossile.

La carnassière inférieure comporte deux lobes tranchants (le paraconide et le protoconide) et un talonide. La présence d'un fort métaconide achève de rendre difficile la confusion avec *Crocuta;* celui-ci naît sur le protoconide et se développe au détriment de ce dernier qui apparaît réduit par rapport au paraconide.

Chez la *Crocuta* de Lunel-Viel, il y a au contraire absence de métaconide ou du moins très forte réduction et lorsqu'il existe il est situé à la partie postérieure du protoconide; chez l'*Hyaena* de Lunel-Viel, les deux lobes tranchants (paraconide et protoconide) sont également développés; le premier de ceux-ci porte un fort bourrelet antéro-externe, beaucoup moins puissant chez *Crocuta*, moins large et plus redressé chez l'Hyène striée; le talonide est étroit et peu développé. La dentition d'*Hyaena* évoque un animal à régime lié plus strictement au concassage des os; en effet, la seule partie tranchante de la dentition, portée par la dent carnassière, est réduite; au contraire l'aspect aigu des prémolaires, l'absence ou la réduction chez celles-ci des denticules antérieurs, et le développement de la partie tranchante de la carnassière inférieure chez *Crocuta*, permet d'imaginer un animal moins strictement broyeur qui conserve de grandes possibilités de déchirer et de lacérer la viande. Cette particularité de la dentition permet de comprendre la coexistence dans les grottes de Lunel-Viel de deux Hyènes de même taille, puisqu'elles devaient avoir un régime alimentaire assez différent.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 41. — *Mandibules d'*Hyaena prisca *de Provence*

Mesures	Fouilles E. Bonifay						Fouilles M. de Serres
	Saint-Estève		Lunel-Viel				Lunel-Viel
	B-39	C-907	5-1002	5-3716	9-10-1555	LVV-10010	N° 83
Longueur totale de la mandibule.....	–	–	–	187 env.	–	194 env.	183 env.
Longueur totale de la rangée dentaire (partie antérieure de la canine à la partie postérieure de la carnassière) .	114,3	–	–	110,1	–	107,2	108 env.
Longueur des dents molaires.....	84,0	–	–	80,0	–	78,6	78,2
Espace entre le condyle et la partie antérieure de la canine.....	–	–	–	181,0	–	181,3	182,0
Longueur × largeur de la carnassière..	23,0 × 13,5	24,5 × 13	24 env. ×13	23,2 × 12,6	–	24,3 × 12,2	24,3 × 12,5
Longueur × largeur de P_4.....	22,9 × 14,6	–	23,5 × 13,8	–	22,9 × 13,7	23,4 × 13,6	23 × 13,3
Longueur × largeur de P_3.....	22,6 × 15,2	–	21,2 × 14,6	–	21,7 × 13,9	22,5 × 13,8	22,5 × 13,6
Longueur × largeur de P_2.....	15,6 × 11,0	–	– × 10,5	16,5 × 10,8	15,9 × 10	15,0 × 9,6	14,9 × 9,8
Hauteur de la mandibule en arrière de M_1.....	49,9	43,5 env.	–	49,4	–	46,0	45,5
Hauteur de la mandibule sous P_3.....	–	30 env.	–	–	–	39,0	37,5
Longueur du diastème.....	13,0	–	9,2	10,7	–	11,5	12 env.

Source : MNHN, Paris

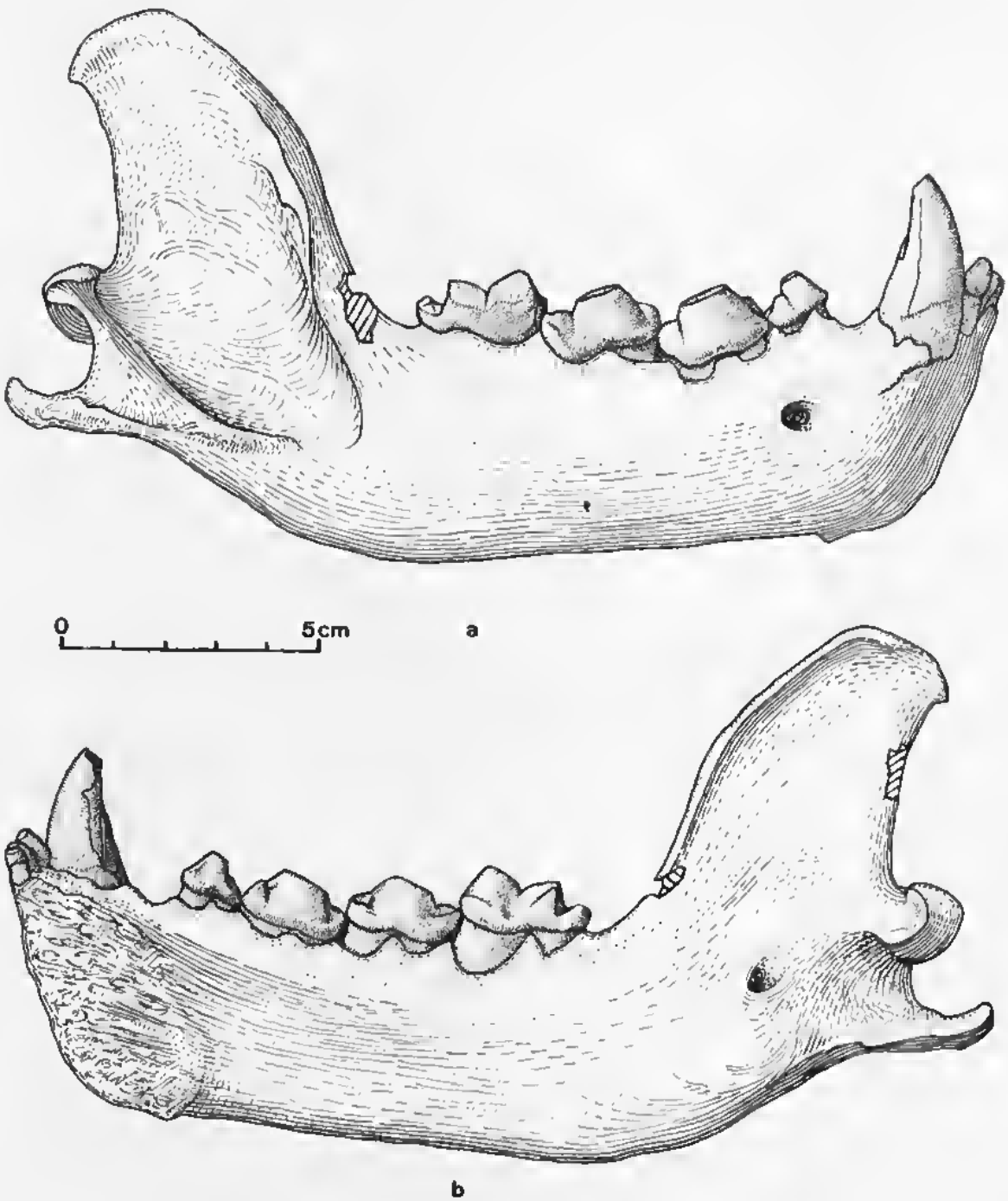


FIG. 30. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel
Demi-mandibule droite (LVV-Limons rouges, 10010) : 1*a*. face externe; 1*b*. face interne

Source : MNHN, Paris

b. *Autres éléments.*

Une demi-mandibule gauche complète (LVI-5-3716) d'animal âgé (fig. 31) comporte une anomalie : la disparition des prémolaires médianes (P_3 et P_4); les alvéoles de ces denta sont comblées par une exostose de l'os mandibulaire. La P_2 tend à compenser cette absence en s'inclinant vers l'arrière et l'on peut observer, en dessous du trou mentonnier normal, une résorption de l'os formant un trou allongé de 15 mm de diamètre environ.

En arrière de la carnassière, il y a un bourgeon uniradiculé qui fait penser à une petite tuberculeuse comme on peut l'observer chez *Hyaenictis graeca* du Pontien de Pikermi, par exemple (Gaudry, 1878). Je ne pense pas qu'il faille accorder à ce détail trop d'importance, mais il est incontestable que la présence de cette tuberculeuse à la mâchoire inférieure rappelle les dentitions d'Hyaenidés plus anciens.

Une autre demi-mandibule droite (LVI-5-1002) a sa partie postérieure très abîmée. La canine, large et gonflée à sa base, est séparée de la P_2 par un diastème court. La P_2 est incomplète et seule la partie postérieure de la dent est conservée. Comme sur les deux mandibules précédentes, la P_3 se distingue de son homologue chez *Crocuta* et l'Hyène striée actuelle par un parastylide fort. La P_4 est très usée et son protoconide ainsi que son métastylide sont presque abrasés. La carnassière, bien qu'usée, est tout à fait caractéristique, car elle porte un gros métaconide; le talonide, large, est bien visible.

Enfin, cinq dents trouvées groupées (LVI-9-10-1555) proviennent d'une demi-mandibule gauche; leur degré d'usure est tout à fait semblable. La P_2 est précédée de la canine car elles sont les deux seules dents encore reliées par un morceau d'os mandibulaire; la P_3 porte à l'avant un parastylide; la P_4 est assez usée, et enfin on peut distinguer sur la carnassière le développement du métaconide si caractéristique de l'*Hyaena*.

C. Le squelette

Tous les éléments du squelette post-crânien, proviennent de Lunel-Viel.

1. — *Un atlas* de la zone V est incomplet (LVV-10094); je pense qu'il ne s'agit pas d'une vertèbre de *Crocuta* car la direction au départ des ailes latérales permet de voir qu'elles seront plus larges et moins épaisses que sur cette dernière, ce qui le rapproche de ce que l'on peut voir sur un atlas d'Hyène striée. Le fait que cet atlas soit incomplet rend son attribution incertaine.

2. — Un *fragment d'omoplate* (LVI-9-2441) d'Hyaenidé paraît aussi se rapporter au genre *Hyaena*. L'apophyse épineuse prend son départ en arrière de la cavité glénoïde à partir d'une rainure assez accentuée comme chez *Crocuta* mais il y a une rupture brutale qui se prolonge sur la moitié de la longueur de l'os.

3. — *Deux radius* très grêles comme en témoigne le tableau de mesures ci-après, sont très différents de ceux de *Crocuta*. La diaphyse est mince, peu élargie, les insertions musculaires de la face inférieure sont bien marquées mais à contours diffus. L'extrémité proximale est à peine un peu plus gonflée que la diaphyse. L'extrémité distale par contre, est plus large. (fig. 41).

Le principal caractère visible est l'aspect rectiligne du corps de l'os, aspect qui se retrouve sur le radius d'Hyène striée actuelle, beaucoup moins massif que celui de l'animal fossile.

Mesures	LVI-11-709	LVI-11-708
Longueur totale	222,8	–
Largeur médiane	17,3	18,0
Largeur maxima de l'extrémité distale	36,0 env.	–
Largeur de l'extrémité proximale	23,8	23,1

4. — Le seul *cubitus* complet d'*Hyaena* provient de la zone V, niveau des limons rouges.

La diapbyse est mince et porte sur ses deux faces des arêtes assez aigues (fig. 33); une zone d'insertion musculaire particulièrement développée couvre une partie de la face supérieure de la diapbyse.

L'extrémité est tronquée perpendiculairement. Comme nous l'avons vu d'après le radius, le squelette de l'*Hyaena* de Lunel-Viel n'est pas aussi grêle que celui de l'Hyène striée actuelle mais n'atteint cependant pas le volume de celui de la *Crocuta*.

Longueur approximative du cubitus : 250 mm.

Largeur transversale de la diaphyse au niveau de l'articulation radiale : 38 environ.

Source : MNHN, Paris

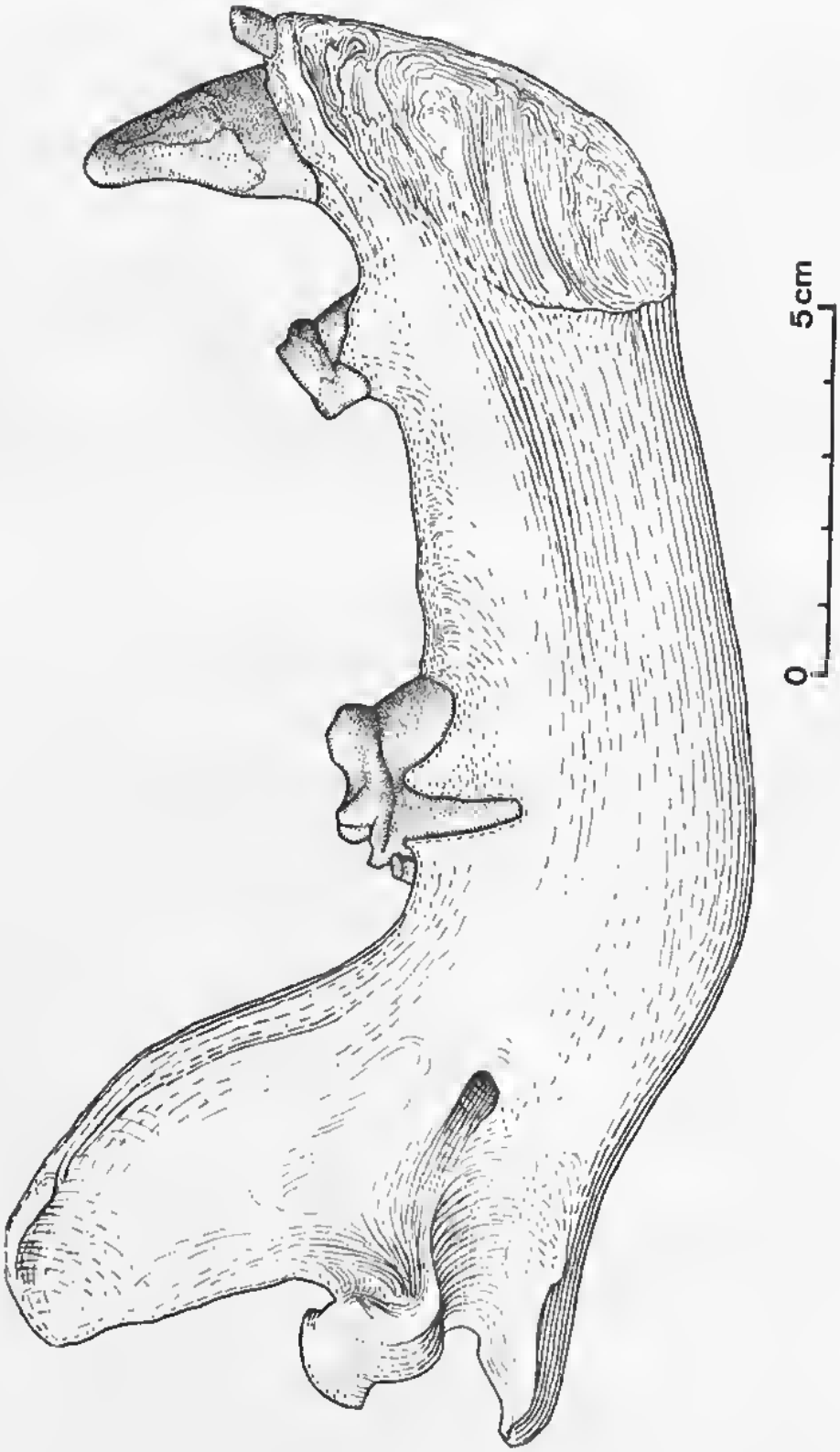


FIG. 31. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel
Demi-mandibule gauche (5-3716)

Source : MNHN, Paris

5. — Parmi *les carpiens*, seul le scapholunaire est représenté. Il est probable qu'il provient de la patte qui a fourni les métacarpiens trouvés au même endroit de la zone V.

Ce scapholunaire est inscriptible dans un rectangle (fig. 46); celui de *Crocuta* a sa face postérieure plus large que sa face antérieure, ceci est dû à ce que la grande apophyse située dans l'angle postéro-interne est plus développée chez *Crocuta* que chez *Hyaena*. A la face inférieure, la facette articulaire en relation avec l'unciforme est redressée presque à la verticale ce qui le différencie de celui de *Crocuta*. La limite médiane entre les trois faces articulaires inférieures est moins nette que sur *Crocuta*. Le scapholunaire de l'Hyène striée est plus grêle que celui de l'espèce fossile et la face articulaire est moins développée.

6. — *Une rotule* (LVV-10028) trouvée dans la zone V est assez différente de celle de *Crocuta*. Elle dessine un rectangle à peu près parfait, son épaisseur est assez régulière, beaucoup plus que aur la rotule de *Crocuta*. Sur l'Hyène striée actuelle, la rotule est moins symétrique, elle est plus large et sa forme générale est plus arrondie; la face inférieure est oblique au lieu d'être rectiligne.

7. — *Le seul tibia d'Hyaena* (LVV-10050) [fig. 45] provient aussi de la zone V. Il mesure 209,5 mm, son extrémité supérieure 42,5 mm, sa largeur médiane 15,3 mm, son extrémité inférieure 32,2 mm. En dehors de son aspect plus frêle, qui est, comme pour tous les os longs, sa principale caractéristique, la crête tibiale est moins forte que sur *Crocuta*. A taille presque équivalente avec la *Crocuta* actuelle, le plateau tibial est moins élargi transversalement, la partie inférieure de la diaphyse plus arrondie, l'extrémité distale beaucoup plus étroite. Là encore, l'os présente un aspect général et un rapport de volume comparable à celui de l'*Hyaena striata* mais une taille plus grande; chez l'Hyène tâchetée, le tibia est plus court et plus trapu.

8. — *Un seul astragale* (LVI-10-975) se distingue des autres par sa morphologie: plus petit et moins épais, sa poulie est plus profonde que celle de *Crocuta;* la face inférieure porte les deux facettes très profondes en relation avec

TABLEAU 42. — *Métapodes isolés d'*Hyaena prisca *(grotte de Lunel-Viel) comparés à ceux d'*Hyaena striata *actuelle*

Numéros	Longueur totale	Largeur médiane
M2 :		
LVI – 10 – 1482	79,4	10,5
LVV – Lim. rouges – 10019	78,7	10,6
H. striata actuelle :		
Col. Rég. n° 249	76,8	8,7
M3 :		
LVV – Lim. rouges – 10013	92,3	9,5
H. striata actuelle :		
Col. Rég. n° 249	88,2	8,0
M4 :		
LVV – Lim. rouges – 10002	90,4	8,9
H. striata actuelle :		
Coll. Rég. n° 249	86,3	9,1
M5 :		
LVV – Lim. rouges – 10004	77,9	9,8
H. striata actuelle :		
Coll. Rég. n° 249	72,9	8,6
P3 :		
LVI – 9 – 2475	86,8	9,7
H. striata actuelle :		
Coll. Rég. n° 249	86,1	8,1

Source : MNHN, Paris

le calcaneum, et l'externe est disposée très obliquement. Le col et la tête de l'astragale forment un angle plus faible avec l'axe de l'os que chez *Crocuta*, chez laquelle la tête de l'astragale est rejetée plus nettement du côté interne.

Hauteur maximum de l'astragale : 30,8 mm.

Largeur transversale : 20 mm environ (prise au milieu de la poulie).

9. — *Les métapodes* proviennent pour la plupart des limons rouges de la zone V et se distinguent de ceux de *Crocuta* par une plus grande sveltesse de leur diaphyse, mais la morphologie des têtes articulaires est comparable.

Deux métapodes isolés proviennent de la couche 10 (LVI-10-1482) et de la couche 9 de la grotte principale (LVI-9-2475); ce sont respectivement un deuxième métacarpien et un troisième métacarpien.

10. — *Les phalanges :* les deux premières phalanges (LVV-10029 et LVV-10005) [fig. 43] trouvées dans les limons rouges de la zone V sont d'une taille assez comparable à celle de la *Crocuta* actuelle, mais la partie supérieure de leur extrémité proximale est aplatie longitudinalement, ce qui donne à la tête articulaire une forme rectangulaire très différente de la forme arrondie de la première phalange de *Crocuta;* ce caractère se retrouve mais moins accentué sur les premières phalanges d'*Hyaena striata* qui me servent de terme de comparaison. Cet aplatissement dorso-ventral de la partie supérieure de la diaphyse m'a permis d'attribuer probablement à une *Hyaena* une première phalange de la grotte principale (LVI-9-2575).

Sur les deuxièmes phalanges, il semble bien que cet aplatissement dorso-ventral s'accentue, et la diaphyse est alors complètement asymétrique, très comprimée du côté interne et normale du côté externe : c'est le cas de la seule seconde phalange trouvée (LVV-10023), que je rapporte à la *Hyaena* fossile (fig. 43).

D. Caractères spécifiques de l'*Hyaena* quaternaire

La dentition d'*Hyaena* fossile de l'Escale et de Lunel-Viel se caractérise par une implantation des prémolaires en « tuile de toit ». A la mâchoire supérieure, il y a un grand développement de la P^2 et de la M^1, ce qui apparaît nettement dans les rapports dentaires (carnassière supérieure = 100, $P^3 = 67$, $P^2 = 52$, $P^1 = 18$). Sur la P^2 et la P^3, le denticule antérieur est très développé. La P^3 est moins haute que sur *Crocuta*. Le troisième lobe de la carnassière supérieure est court et il y a une grosse tuberculeuse.

La dentition inférieure se caractérise par des prémolaires fortes et massives et au contraire par une carnassière de taille réduite. La P_2, et surtout la P_3 et la P_4, se reconnaissent à leur parastylide très développé et à leur protoconide bas dont le bord antérieur arrondi n'est pas incliné vers l'arrière comme chez *Crocuta*, mais redressé vers l'avant. La carnassière inférieure est caractérisée par le développement du talonide qui porte un hypoconide tranchant, et surtout par la présence d'un fort métaconide médian. La répartition des carnassières inférieures, par rapport aux courbes établies par B. Kurten (1956), montre qu'elles se groupent avec le nuage de répartition de l'Hyène striée actuelle et de l'Hyène brune actuelle, sur la même courbe (fig. 34).

Les rapports effectués entre les longueurs des prémolaires et la longueur de la carnassière inférieure sont particulièrement évocateurs : ils sont de 99-92 et 61 chez l'*Hyaena* de Lunel-Viel, respectivement pour la P_4, la P_3 et la P_2, et ils sont de 76-73 et 51 chez la *Crocuta* du même gisement; cela illustre très nettement l'importance de la longueur des prémolaires chez l'*Hyaena*.

L'*Hyaena* fossile possède un squelette très caractéristique avec des os longs graciles et sveltes, peu comparables aux os longs trapus et courts de *Crocuta*. Ces caractéristiques générales se retrouvent chez l'Hyène striée actuelle mais l'*Hyaena* de Lunel-Viel en diffère par une plus forte taille, un crâne plus allongé, une crête parietale plus développée; un frontal déprimé à l'arrière et bombé à l'avant, et un squelette plus puissant.

E. Comparaisons

1. *Éléments trouvés antérieurement à Lunel-Viel* (fig. 35 et 36).

La présence d'une *Hyaena* à Lunel-Viel avait déjà été signalée par les anciens auteurs : en 1828, M. de Serres, Dubreuil et Jeanjean publient aux Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle un travail remarquable sur les Hyaenides de Lunel-Viel; il s'agit d'une étude complexe, quelquefois difficile à lire, mais précise; elle porte en elle le germe de tout travail paléontologique moderne.

Je pense nécessaire de rappeler ici les principales caractéristiques données par M. de Serres pour l'*Hyaena prisca :* tel était en effet le nom nouveau sous lequel était décrite l'*Hyaena* fossile de Lunel-Viel.

— la tête est plus grande que sur l'espèce actuelle;

Source : MNHN, Paris

— La ligne de profil qui descend de la crête sagittale à l'extrémité des os nasaux est un peu plus droite que sur l'espèce vivante;

— le trou sous-orbitaire plus oblique et plus aplati latéralement;

— la carnassière supérieure plus grosse;

— le maxillaire inférieur plus fort, la distance du bord postérieur du condyle à celui de la carnassière est plus grande que chez la *spelaea* et l'*intermedia*.

— les fausses molaires plus aplaties en dehors, la hauteur verticale est moindre relativement à la longueur;

— la carnassière inférieure a un tubercule interne plus volumineux que sur l'espèce vivante.

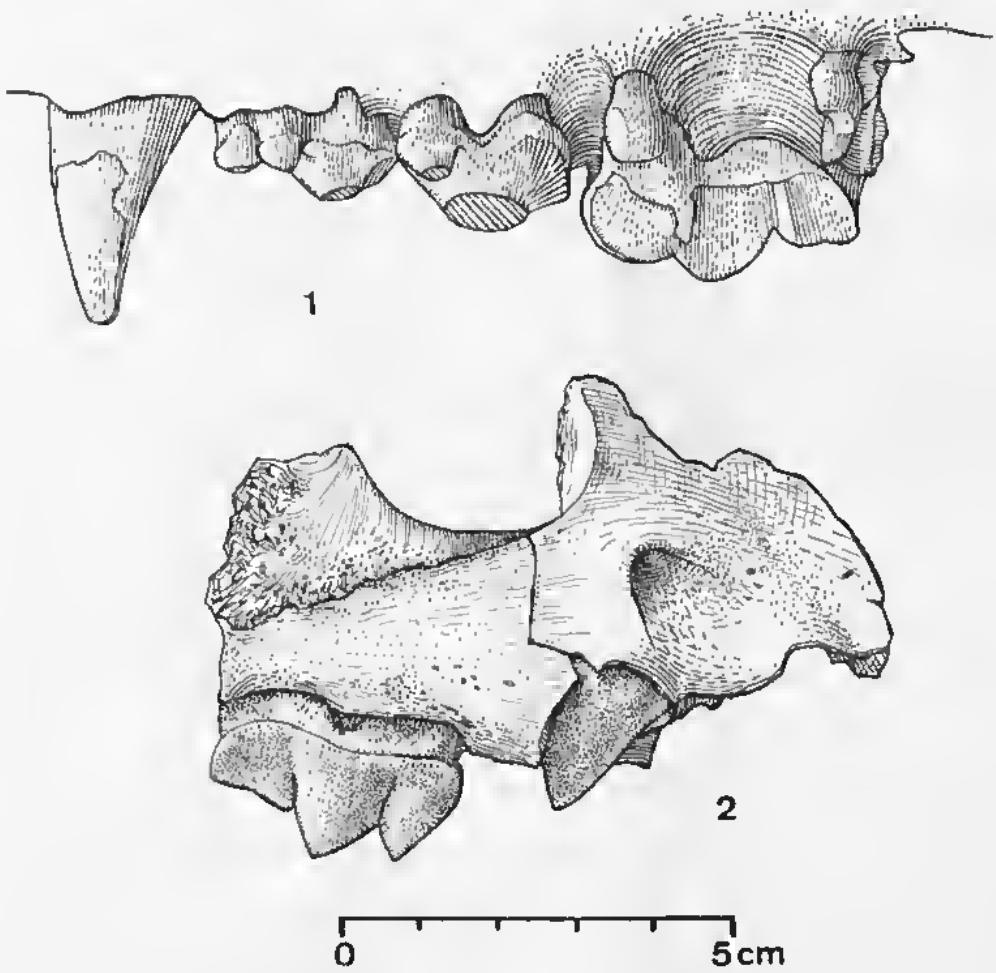


FIG. 32. — Dents d'*Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel

1. Mâchoire supérieure droite (LVV-Limons rouges, 10097), dentition face interne.
2. Fragment de mâchoire supérieure droite, collection M. de SERRES (n° 86), face externe.

La matériel publié comme *H. prisca* par M. de Serres se compose de deux crânes dont l'un, figuré pl. XXIV, fig. 1, est cassé juste en avant des carnassières supérieures; seul l'arrière crâne est complet. L'autre n'est ni décrit, ni figuré et je ne l'ai pas retrouvé. Parmi les neuf mandibules d'Hyènes, l'une est figurée pl. XXV, fig. 1; elle est conservée au laboratoire de Géologie de Montpellier [1].

1. Ses mesures sont jointes au tableau et comme elle constitue la mandibule type de l'espèce, j'ai pensé nécessaire d'en redonner une figuration : fig. 37.

Source : MNHN, Paris

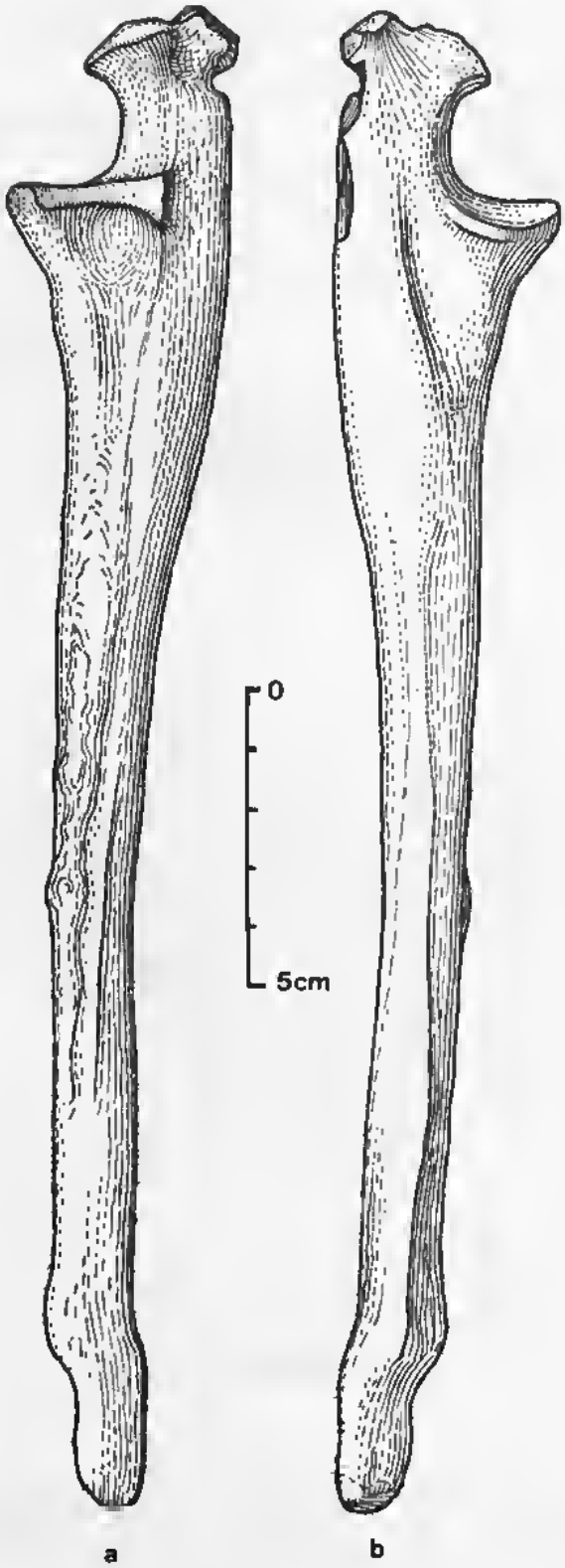


FIG. 33. — Squelette d'*Hyaena prisca*

Hyaena prisca, cubitus droit, (LVV-Limons rouges, 10012), grotte de Lunel-Viel : *a*. face antérieure; *b*. face postérieure.

Source : MNHN, Paris

J'ai déterminé moi-même au Laboratoire de Géologie de Montpellier comme appartenant à l'*Hyaena prisca*, une carnassière inférieure n° 110 (23 mm × 12 mm) [Pl. 27 n° 3] et une carnassière supérieure n° 112 (32,6 mm × 20,4 mm) [Pl. 27 n° 2]; un fragment de maxillaire supérieur avec la carnassière en place et la P^4 en train de sortir (n° 98 : la carnassière supérieure mesure 32,8 mm × 20,2 mm) [fig. 32].

Pour M. de Serres, « *Hyaena prisca* est l'espèce fossile qui a le plus d'analogie avec l'Hyène rayée vivante. »

La même année (1828) J. de Christol et A. Bravard signalent « une Hyène semblable à l'Hyène rayée » dans le matériel des fouilles M. de Serres déposé au Laboratoire de Géologie de Montpellier; de toute évidence, cette publication est un moyen d'exprimer la mésentente des auteurs avec le professeur de Géologie de Montpellier et sa tendance polémique lui enlève tout intérêt paléontologique; il n'y a d'ailleurs dans le texte aucune description du matériel que de Christol et Bravard n'avaient fait qu'entrevoir. On comprend donc assez mal que E. Harlé en 1910, attribue la priorité à ces deux auteurs en reprenant leur dénomination (*Hyaena striata* var. *monspessulana*) qui n'est ni prouvée scientifiquement, ni fondée sur une étude sérieuse.

En fait, ce n'est que grâce à un délai de parution plus court, que la notule de Christol et Bravard est parue quelques semaines avant l'important mémoire publié par M. de Serres, Dubreuil et Jeanjean.

Je ne vois donc pas pourquoi la priorité scientifique ne serait pas conservée à Marcel de Serres, qui ayant dirigé les fouilles du gisement, et possédant les fossiles dans les collections de son laboratoire, a été le seul à en donner une diagnose et une figuration précise [1].

2. *Gisements français et portugais.*

Les autres sites ayant fourni des restes de *Hyaena* sont assez rares. Ce sont les gisements pyrénéens de Montsaunès (E. Harlé, 1894), d'Es-Taliens (E. Harlé, 1895) dans lesquels, selon E. Harlé, ont été trouvés des restes d Hyènes striées, et la caverne de Montmaurin, dont la faune publiée en 1902 par M. Boule, renferme selon cet auteur de l'Hyène brune (*Hyaena brunnea*) [Tabl. 42]. Ces deux auteurs sont d'accord sur un seul point, et il est d'importance : Montsaunès, Es-Taliens et Montmaurin renferment la même espèce d'Hyène : *Hyaena striata* pour Harlé, *Hyaena brunnea* pour M. Boule.

En 1909, E. Harlé maintient sa détermination en rapportant tous ces fossiles à *Hyaena striata* [2]. En ce qui concerne l'*Hyaena* de Lunel-Viel, E. Harlé la joint à celles des gisements pyrénéens alors que M. Boule, qui juge d'après les figures du travail de M. de Serres reprises par Blainville, pense qu'elles sont différentes car la carnassière inférieure possède un talon et un denticule interne plus réduits à Montmaurin [3].

— A Montsaunès, E. Harlé a découvert neuf dents qu'il rapporte à l'Hyène rayée fossile; ce sont entre autres une canine, une P^2, une P^3, une M^1 (il note qu'elle rappelle celle de l'Hyène brune) et une P_3.

Cette détermination est entérinée par A. Gaudry le 23 avril 1894, surtout dans un but chronologique, afin de prouver que le singe de Montsaunès « a vécu lorsque le climat du midi de la France n'était pas froid et qu'il appartient peut-être à l'époque tempérée chaude où l'homme taillait des silex à Chelles en face du *Rhinoceros Merckii* et de l'*Elephas antiquus* ».

La détermination de E. Harlé est principalement fondée sur les différences morphologiques avec *Hyaena spelaea*.

— Le gisement d'Es-Taliens a fourni deux demi-mandibules et un maxillaire provenant de la collection Davezac; E. Harlé, dans son travail, note quelques différences avec leur homologue chez l'Hyène rayée :

dents plus grosses et plus épaisses;

tuberculeuses plus larges d'avant en arrière, qui présentent une direction moins perpendiculaire à celle de la carnassière;

talon de la carnassière inférieure moins important.

— A Montmaurin, M. Boule décrit un beau fragment de mandibule droite et plusieurs dents isolées dont une carnassière supérieure et une carnassière inférieure; il les rapporte à l'Hyène brune parce que la carnassière inférieure est plus épaisse et que le talon et le denticule interne sont moins développés que dans l'Hyène striée; il note cependant que le denticule interne est un peu plus saillant que sur l'Hyène brune actuelle.

1. « Le mémoire que nous publions aujourd'hui fait partie de l'ouvrage que nous avons annoncé depuis longtemps sur les cavernes à ossements de Lunel-Viel; ouvrage dont la publication a été retardée par des circonstances indépendantes de notre volonté, et qui seules ont donné une *apparence de priorité* aux observations publiées par différents géologues sur ces cavernes ». (M. de Serres, 1828, p. 269). Cette inquiétude des auteurs n'était en fait pas justifiée car la priorité leur revient : ce sont eux qui ont donné la première diagnose et la première figuration de l'espèce.

2. C'est la raison pour laquelle j'ai figuré à titre comparatif des éléments d'Hyène striée (fig. 29, 43, 46).

3. Signalons que la demi-mandibule gauche figurée par M. de Serres à petite échelle, est reproduite par Blainville en la renversant de façon à en faire une demi-mandibule droite... cela fait deux reproductions bien imprécises au départ!

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 43. — Dents d'Hyaena prisca *des grottes pyrénéennes françaises et du Portugal*

Mesures	Es – Taliens (E. Harlé, 1895)			Montmaurin (Coll. du Muséum d'Hist. Natur.)		Furninha (E. Harlé, 1909)
	1	2	3	Mandibule complète	Dent isolée	extrêmes
Mandibule						
Longueur de la carnassière	24,0	–	–	–	23,7	23,3–25,5
Longueur des prémolaires et de la carnassière	82	–	–	–	–	76,6–83,2
P_4 Longueur	–	–	–	23,5	–	–
Largeur	–	–	–	14,5	–	–
P_3 Longueur	–	22	–	22,5	–	–
Largeur	–	14	–	15,8	–	–
P_2 Longueur	–	16	–	18,5	–	–
Largeur	–	11	–	12,5	–	–
Mâchoire supérieure						
Longueur de la carnassière	–	–	–	–	–	32,8–36
M_1 Longueur	–	–	16	–	–	–
Largeur	–	–	8	–	–	–

TABLEAU 44. — *Os longs d'*Hyaena *fossile du Portugal*

Mesures	Furninha (Harlé, 1909)			
Humérus	N° 1	N° 2		
Longueur	217	221		
Largeur extrémité inférieure	48	51		
Radius	N° 3	N° 4		
Longueur	247	235		
Diamètre extrémité supérieure	27	25		
Largeur minima du corps de l'os	21	20		
Largeur extrémité inférieure	41	39		
Fémur	N° 5	N° 6		
Longueur	263	240		
Largeur extrémité supérieure	58	55		
Largeur minima du corps de l'os	20	18		
Largeur extrémité inférieure	47	41		
Tibia	N° 7	N° 8	N° 9	N° 10
Longueur	224	217	210	209
Largeur extrémité supérieure	49	42	42	40
Largeur minima du corps de l'os	18	17	16	16
Largeur extrémité inférieure	34	32	32	30

Source : MNHN, Paris

— Dans sa réponse à M. Boule, E. Harlé reprend le matériel de Furninha (Portugal). Gaudry et Boule avaient déterminé auparavant des restes d'Hyènes rayées dans ce gisement, et avaient remarqué sur une mandibule la présence d'un alvéole pour une petite tuberculeuse, comme sur LVI-5-3716 de Lunel-Viel. Les os longs de l'Hyène de Furninha (Tabl. 44) sont assez comparables à ceux de l'Hyène rayée mais plus grands et plus massifs : constatation identique à celle que nous avons pu faire sur les restes d'*Hyaena* de Lunel-Viel; le tibia d'*Hyaena* de Lunel-Viel mesure presque 210 mm, ce qui est la taille des éléments de Furninha, tant pour la longueur que pour les largeurs transverses. D'après E. Harlé, l'*Hyaena* de Furninha est identique à celle d'Es-Taliens; il constate cependant des différences avec la denti-tion de l'Hyène rayée : sur la P_3, il y a « un ressaut bien marqué au bas de l'arête antérieure »; la seule P_3 à laquelle manque ce ressaut caractéristique mesure 23 mm × 15,5 mm ce qui la rapproche beaucoup d'une dent de *Crocuta*. Il en est de même pour les mesures d'un radius trouvé à 7 mètres de profondeur (longueur totale : 247 mm, largeur proximale : 27 mm, largeur médiane : 21 mm, et largeur distale : 41 mm) qui sont plus conformes à celles d'un radius de *Crocuta* [1].

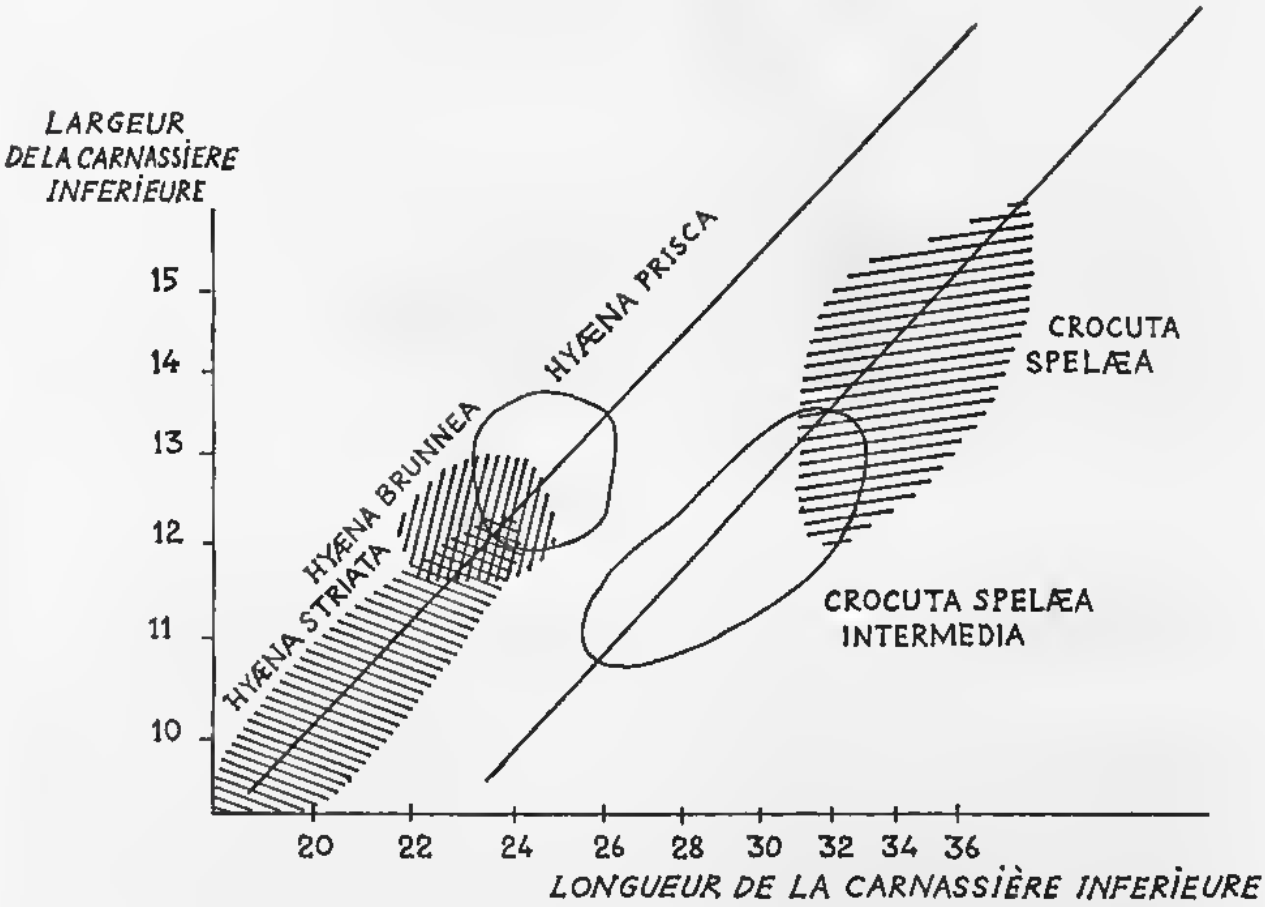


FIG. 34

Répartition de la longueur en fonction de la largeur de la carnassière inférieure chez *Hyaena prisca* et *Crocuta spelaea intermedia* relativement à celles de l'Hyène brune actuelle et de l'Hyène striée actuelle d'après Kurten, 1956, complété.

Autant qu'il est possible de se faire une idée juste du matériel étudié par les anciens auteurs, il est évident que l'*Hyaena* fossile étudiée par M. Boule et E. Harlé ne se rapporte pas directement à *Hyaena striata* actuelle ou à *Hyaena brunnea* actuelle. E. Harlé le souligne en reprenant dans son travail de 1909 les critères de distinction entre l'Hyène rayée et l'Hyène brune :

1° La carnassière supérieure chez l'Hyène brune est plus longue relativement à l'ensemble des deux prémolaires qui la précèdent; cet indice vaut 97 aur deux crânes d'Hyène brune actuelle, il varie entre 85 et 91 aur l'Hyène rayée actuelle, il vaut 89 à Montsaunès, 82 et 84 à Lunel-Viel.

1. Je pense que la population de Furninha, comme celle de Lunel-Viel, n'est pas homogène et se compose de restes d'*Hyaena* et de *Crocuta*.

Source : MNHN, Paris

2° Le dernier lobe de la carnassière supérieure est plus long relativement à la longueur totale de la dent : Harlé démontre que c'est un caractère non différentiel car l'Hyène rayée donne des indices qui varient entre 0,30 et 0,34 et l'Hyène brune atteint aussi 0,34. L'Hyène de Furninha donne 0,29 et 0,30, Lunel-Viel 0,32, deux fois.

3° A la carnassière inférieure, le métaconide est très réduit et même manque parfois totalement chez l'Hyène brune et le talon est réduit et unicuspide. A Montsaunès, à Furninha, à Es-Taliens et même à Montmaurin le métaconide est bien développé et le talon apparaît le plus souvent bicuspide.

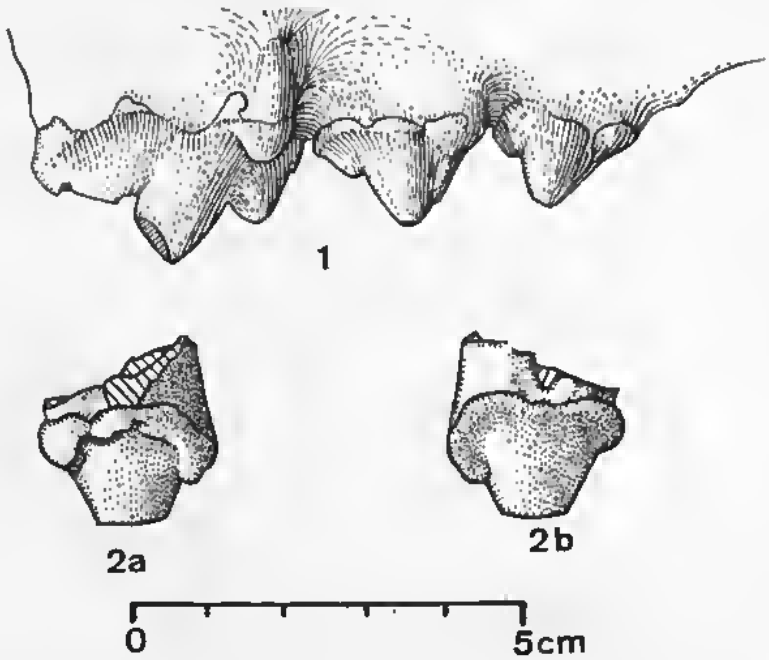


FIG. 35. — Dents d'Hyaenidés

1. Dents supérieures d'*Hyaena dennezani* du Roussillon. Collections du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.
2. Troisième prémolaire supérieure droite (H-971), *Hyaena prisca*, grotte de l'Escale : 2*a*. face interne; 2*b*. face externe.

Ajoutons que l'Hyène brune a des prémolaires courtes presque dépourvues de denticule et proches de celle de *Crocuta*, ce qui achève de rendre impossible tout rapprochement entre l'Hyène brune et l'*Hyaena* fossile [1].

Est-ce conclure pour autant que E. Harlé avait raison? Je ne le pense pas non plus.

Toute l'étude du matériel de Lunel-Viel et de l'Escale a été faite comparativement à l'Hyène striée et démontre qu'il n'est pas question, malgré une parenté certaine mais d'ordre générique, de ranger sous un même nom spécifique ces deux animaux.

Je pense nécessaire d'isoler spécifiquement les restes d'*Hyaena* de l'Escale et de Lunel-Viel sous le nom que leur avait donné primitivement M. de Serres en 1828, *Hyaena prisca*, et de rapporter à cette espèce les restes de Montmaurin, d'Es-Taliens et de Furninha.

Diagnose d'Hyaena prisca.

Crâne allongé, crête sagittale basse étirée vers l'arrière, os nasaux longs, bords externes des frontaux saillants. Dents supérieures implantées à l'oblique; P^1 et P^2 de forme quadrangulaire avec des denticules antérieurs plus développés que sur l'Hyène striée actuelle; carnassière supérieure avec un talon perpendiculaire et un métacône court; M^1 très développée. Mandibule formée par une branche horizontale aux bords rectilignes et presque parallèles, P_2 et surout P_3 toujours pourvues d'un denticule antérieur net. Carnassière inférieure

1. La mandibule de Montmaurin paraissait ne pas présenter de denticule antérieur à la P_3, or j'ai pu me rendre compte moi-même que ce denticule antérieur est cassé.

Source : MNHN, Paris

caractérisée par un fort métaconide, la réduction du protoconide et un talonide parfois bicuspide bien détaché du corps de la dent.

Types : crâne n° LV-V-10097; mandibule n° 83 collections M. de Serres, décrite par M. de Serres en 1828.

4. *Autres gisements connus en Europe.*

a. *Italie et Angleterre.*

Dans deux gisements classiques, le Val d'Arno en Italie et le Red Crag en Angleterre, on a signalé des restes d'Hyènes striées.

Sous le nom d'*Hyaena antiqua*, Lankaster (1864) a décrit une P^3 isolée qu'il rapproche de celle de l'Hyène striée actuelle. Lydekker (1886) identifie une carnassière du Red-Crag comme *Hyaena striata* mais d'après Weithofer (1888) le faible développement de la cuspide médiane au détriment de la cuspide postérieure visible sur cette dent la rapprocherait de la structure de la carnassière supérieure de *Crocuta*.

Au Val d'Arno, c'est Forsyth Major en 1883 qui décrit *Hyaena topariensis* sans diagnose précise; en 1886, Lyddeker associe cette Hyène à l'Hyène arverne pour les réunir sous le nom d'*Hyaena striata*. Depuis le travail de M. Boule eur l'Hyène de Sainzelles, dans lequel il dènonce la synonymie *Hyaena robusta* = *Hyaena brevirostris*, et intègre *H. topariensis* à la *Crocuta perrieri*, on considère effectivement l'Hyène du Val d'Arno comme une *Crocuta* villafranchienne. Il est effectif que la petite taille de la M^1 (13,5 × 5 mm), la faible largeur des prémolaires et la présence d'un métaconide vestigial à la carnassière inférieure du matériel de Montopoli, permet de confondre *H. topariensis* = *Crocuta perrieri*; par contre, on retrouve comme sur la mandibule de Sénèze, dont il eera question plus loin, une branche horizontale assez rectiligne et une fosse massétérienne qui reste en arrière de la carnassière inférieure : ce eont des caractères conservés chez l'*Hyaena* du Quaternaire moyen; il est probable qu'il faille considérer ces traits morphologiques comme des signes archaïques chez les *Crocuta* d'âge géologique ancien. Dans le cas du fossile de Montopoli, on comprend la détermination de Lydekker basée eur la présence d'un métaconide (très réduit pourtant), la forme de la mandibule et celle de la fosse massétérienne qui se retrouvent plus ou moins ches l'Hyène etriée actuelle.

Aussi, est-il presque certain que l'on n'a pas encore trouvé d'*Hyaena* au Val d'Arno, ni au Forest-Bed.

b. *Autriche.*

Par contre, E. Thénius (1956) a décrit deux dents d'*Hyaena* provenant des graviers pléistocènes de Hollabrun, qu'il rapporte à *Hyaena prisca* de Serres [1].

Les deux dents d'*Hyaena* de Hollabrun ont été trouvées dans lee sables fins jaunâtres alternant avec des bancs caillouteux correspondant à des dépôte glaciaires d'âge Riss-Würm, ou plus ancien, en compagnie d'un calcanéum et d'un astragale de *Cervus elaphus* L., quelques restes de *Bison* sp., un fragment de métapode et une deuxième phalange de *Rhinocerotidé* indéterminable, et quelques élémenta d'*Equus*. Il e'agit de deux carnassières supérieures, l'une gaucbe (33,0 × 20,7 mm), l'autre droite (33,3 mm), qui appartenaient vraisemblablement au même individu. Comme sur les carnassières de Lunel-Viel, on peut observer un cingulum interne et l'orientation oblique du talon par rapport à l'axe de la dent; l'auteur signale que le principal caractère est la brièveté du troisième lobe qui est plus court que ches l'Hyène brune et ramène, fort justement d'ailleurs, les dents de Hollabrun à l'espèce de Lunel-Viel; il souligne d'ailleurs qu'il ne e'agit pas de l'Hyène striée actuelle car elle a un protocône plus dirigé vers l'avant.

Le grand intérêt du travail de E. Thenius est de mettre en évidence une répartition géographique de *Hyaena prisca* beaucoup plus large qu'il ne semblerait : il était normal de croire jusqu'alors que cette espèce était restée localisée dans la zone Ouest de l'Europe méridionale [2], alors que les deux dents Hollabrun prouvent le contraire [3].

c. *Allemagne.*

J'ignore s'il faut ou non rattacher à l'*Hyaena prisca* la demi-mandibule droite d'*Hyaena* décrite par Geib (1915) sous le nom d'*Hyaena matschei* n. sp.. Ce fossile provient des loess anciens de Kreuznach;

1. Ce gisement est surtout connu pour avoir fourni dans ses niveaux anciens une faune du Miocène supérieur (O. Sickenberg, 1929).

2. Ce que supposait B. Kurten en 1956.

3. On peut prévoir aussi que le matériel paléontologique de Lunel-Viel servira pour déterminer les restes de *Hyaena* d'Hundsheim, encore indéterminés actuellement : il s'agit d'une extrémité proximale et distale d'humérus, une extrémité proximale de radius et une extrémité proximale de cubitus que Freudenberg (1914) avait ramené à *Hyaena strita*.

Source : MNHN, Paris

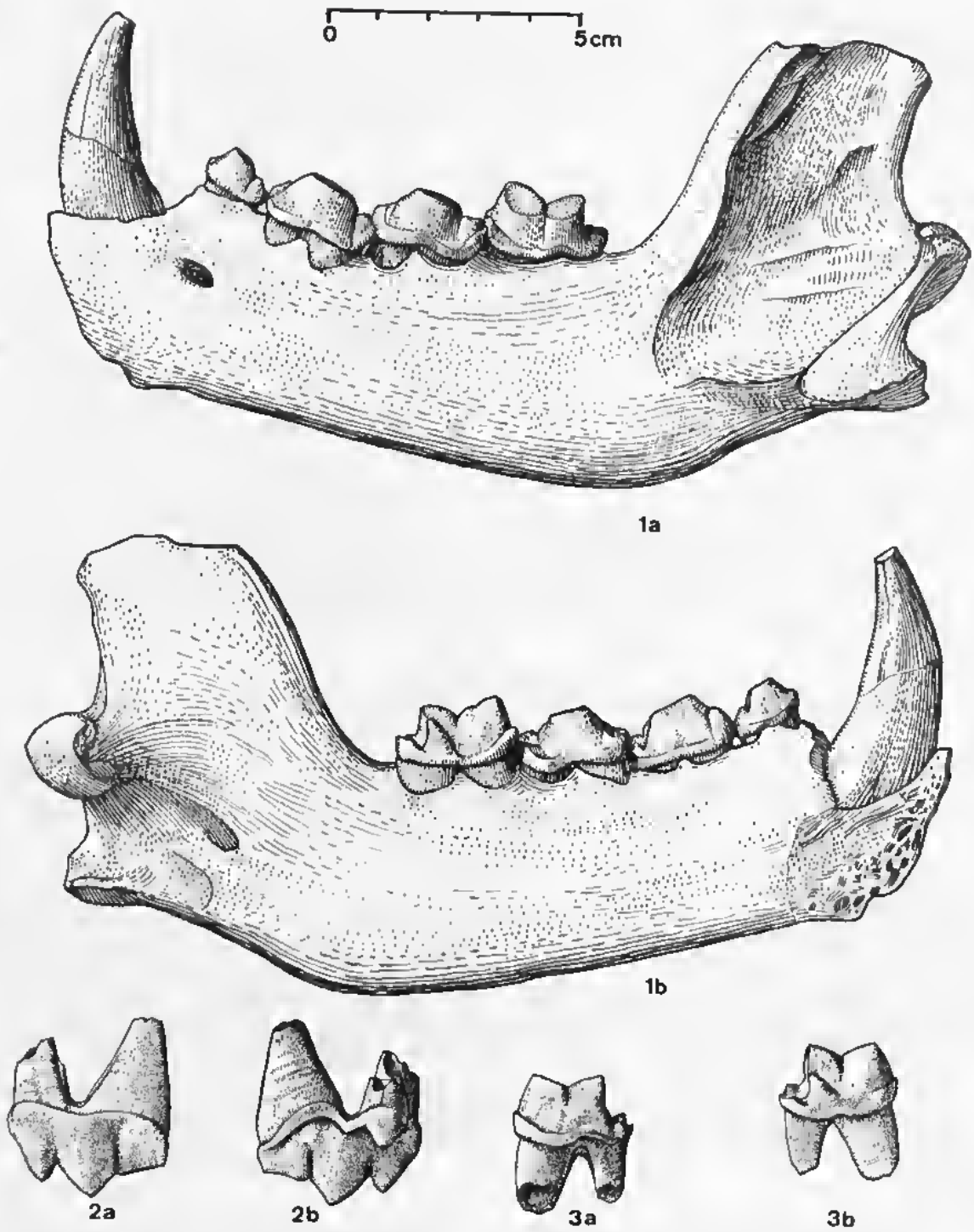


FIG. 36. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel (collections M. de Serres)

1. Demi-mandibule gauche (n° 83) : 1*a*. face externe; 1*b*. face interne.
2. Carnassière supérieure gauche (n° 112) : 2*a*. face externe; 2*b*. face interne.
3. Carnassière inférieure gauche (n° 110) : 3*a*. face externe; 3*b*. face interne.

Source : MNHN, Paris

elle a été trouvée avec des restes de Renne, de Bovidés, de Cerf élaphe, d'Equidés, une canine d'Ours des cavernes, un fragment de mandibule et une mâchoire supérieure de Loup.

La ressemblance est grande avec *Hyaena prisca* de Serres, et Geib lui-même la démontre : même longueur de carnassière, même talon de P_4, mais les prémolaires antérieures sont plus larges : la P_3 a 11,3 mm de large, sur LVI-5-3716 cette dent est forte mais ne mesure que 10,8 mm de largeur; la P_3 avec 16 mm de largeur dépasse les 14,6 mm maximum de LVI-6-1002, la P_4 est aussi plus robuste (24 × 14 mm).

Cette mandibule possède un alvéole pour la M^1 (4 mm) comme cela se rencontre de temps à autre chez *Hyaena prisca*.

Il s'agit d'une *Hyaena* car la morphologie de la carnassière inférieure le démontre sûrement, mais si on distingue bien le denticule antérieur de P_4, on ne peut pas voir si P_2 qui est en cours d'éruption en possède un. Il est possible donc, mais non certain, d'attribuer cette mandibule à l'espèce du Midi de la France [1].

F. Origine

1. *Le problème de l'Hyène arverne villafranchienne.*

Si nous nous tournons vers la période qui précède immédiatement le Quaternaire moyen, c'est-à-dire le Villafranchien, nous constatons que la population d'Hyaenidés se compose d'un Hyaenidé particulier (*Euryboas lunensis* Del Camp.), l'Hyène à dents félines, assez éloignée par sa spécialisation dentaire de l'*Hyaena* à dentition broyeuse du Quaternaire moyen, et d'un autre type d'Hyène que Croizet et Jobert (1828) rapprochaient de l'Hyène striée : *Hyaena arvernensis*.

Le type de cette dernière était une mandibule dont la carnassière inférieure présentait un métaconide et la P_3 un denticule antérieur, et une mâchoire supérieure dont la carnassière supérieure possédait un troisième lobe égal au tiers de la longueur totale de la dent. En 1954, J. Viret rapporte à une seule espèce (*Crocuta perrieri*) toutes les mandibules à métaconide de Saint-Vallier, se servant du fait que tous les maxillaires supérieurs sont de structure homogène et que les mandibules ne se différencient que par la présence plus ou moins constante d'un métaconide à la carnassière inférieure.

Il faut noter que le type d'Hyène arverne déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, s'il porte une carnassière avec un métaconide et une P_3 avec un léger denticule antérieur, n'en possède pas moins une branche horizontale courbe, une fosse massetérienne qui vient sous la carnassière inférieure, une hauteur de la branche horizontale sous la carnassière plus forte que sous les prémolaires; autant de caractères que l'on retrouve chez *Crocuta* [2].

Je pense, pour ma part, que le fond du problème des Hyaenidés plio-quaternaires est une question de nomenclature : la cuspide interne portée par le protoconide s'appelle le métaconide et l'on dénomme ainsi, soit le fort métaconide fonctionnel de l'Hyène striée actuelle, soit le minuscule métaconide vestigial de la *Crocuta* de Saint-Vallier ou de Lunel-Viel par exemple. Or, l'Hyène arverne porte un métaconide de type vestigial qui pourrait ne pas être l'homologue du métaconide de la carnassière inférieure de l'Hyène striée. Au point de vue évolutif, on comprend fort bien, par exemple, que le métaconide vestigial disparaisse assez rapidement au cours de l'histoire d'une population de *Crocuta* et que par suite ce soit un caractère instable; on imagine difficilement le même phénomène, dans un temps limité, sur une carnassière inférieure d'*Hyaena* dont le métaconide devient alors un critère spécifique valable.

Ceci revient à constater qu'il nous faut rechercher l'ancêtre d'*Hyaena prisca* avant le Villafranchien.

2. *L'Hyène pliocène du Roussillon.*

Durant la première moitié du siècle dernier, J. de Christol, M. de Serres et surtout P. Gervais, ont décrit des faunes provenant des sables marins de Montpellier. Certains restes appartiennent probablement à une Hyène (P. Gervais et M. de Serres, 1847) mais ils sont très peu nombreux et non caractéristiques;

1. B. Kurten (1956) affirme arbitrairement son identité avec le fossile de Lunel-Viel en se fondant sur des critères uniquement métriques et, en particulier, sur les dimensions relatives des dents.

2. S. Schaub, en 1943, a déterminé de l'Hyène arverne à Sénèze; c'est une mandibule dont la fosse du masseter reste en arrière de M_2, avec une branche montante élargie à la base, qui porte un condyle articulaire haut placé. La carnassière est longue (27 mm), sans métaconide, le cingulum antérieur de P_3 est faible; aussi J. Viret a-t-il sans doute raison en la réunissant à l'espèce *C. perrieri*.

Source : MNHN, Paris

il s'agit de deux canines, d'une extrémité proximale de fémur et d'un coprolithe (P. Gervais, 1859); la détermination spécifique est tout à fait douteuse.

A la Serrat-d'en-Vacquer, dans le Roussillon, les restes d'une *Hyaena* ont été découverts à la fin du siècle dernier; tout d'abord décrite comme *Hyaena arvernensis* race *pyrenaïca* par Depéret (1890), elle fut ensuite rapportée à une nouvelle espèce par J. Viret (1954): *Hyaena donnezanni*. C'est une Hyène à dentition très caractéristique, aux prémolaires supérieures médianes munies d'un denticule antérieur et postérieur; la carnassière est de type *Hyaena*, à métacône court, bourrelet interne, talon puissant; les tuberculeuses sont longues, les prémolaires inférieures sont fortes et de grandeur croissante, la carnassière inférieure est courte avec un métaconide médian et un talon allongé à plusieurs cuspides (fig. 35).

Depéret note qu'elle se différencie de l'*Hyaena striata* actuelle par ses molaires moins épaisses et un peu plus allongées, le troisième lobe de P^4 un peu plus long, le talon de la carnassière inférieure plus grand et plus détaché de la couronne. Les prémolaires de grandeur croissante ne sont pas imbriquées. Pour l'auteur, l'animal de Perpignan est un intermédiaire entre la *Lycyaena chaeretis* de Pikermi et l'Hyène striée actuelle.

Je pense que l'Hyène de Perpignan est l'ancêtre de l'*Hyaena prisca*. On retrouve dans les deux espèces les mêmes grands traits morphologiques : les prémolaires médianes supérieures et inférieures sont plus allongées et moins épaisses que chez l'Hyène striée actuelle, toutes munies d'un denticule antérieur bien développé; la carnassière supérieure a un « fort talon antero-interne », elle est munie d'un net bourrelet interne le long du collet de la dent comme chez l'*Hyaena* de Lunel-Viel et l'*Hyaena* actuelle. Le métaconide de la carnassière inférieure se trouve placé à la base et en dedans du deuxième lobe et le talon est « grand et bien détaché de la couronne » (Deperet, 1890). Sur un fragment de mâchoire supérieure d'*Hyaena donnezanni* déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, j'ai pu compléter cet ensemble de faits en constatant que la P_3 montrait une nette tendance à posséder un talon, ce qui lui donnait une forme quadrangulaire, que la carnassière supérieure possédait un talon inséré dans l'intervalle entre le paracône et le métacône, et que le paracône, le protocône et le métacône de celle-ci étaient dans le prolongement les uns des autres, alors que chez l'Hyène striée actuelle le protocône est dirigé vers l'avant.

Cette morphologie des dents supérieures met en évidence une certaine parenté entre les fossiles de Perpignan et ceux de Lunel-Viel.

Il faut alors admettre que ce qui a changé entre le Pliocène inférieur et le Quaternaire moyen est lié à la spécialisation dentaire; les prémolaires ont épaissi, leur largeur a augmenté : la P^3 de *Hyaena donnezanni* mesure 23 × 14,5 mm; chez *Hyaena prisca* : 22,9 × 17,2 mm et 23,8 × 17,4 mm. Cette différence peut apparaître importante, trop même pour être vraisemblable. Je rappellerai ici un fait : entre les mandibules de l'Escale et celles de Lunel-Viel, il apparaît déjà certaines différences; en particulier, le métaconide de la carnassière inférieure de l'Escale est un peu moins développé que celui des carnassières inférieures de Lunel-Viel (son développement est identique à celui de la carnassière de Montmaurin); le denticule antérieur de la P_3 est moins important à l'Escale qu'à Lunel-Viel. Or, la couche B du gisement de l'Escale est aussi éloignée dans le temps de Lunel-Viel que celui de Lunel-Viel l'est de l'époque actuelle : il est normal qu'il y ait des différences, et celles que je peux constater portent sur l'épaississement des dents, sur une adaptation plus stricte encore à un régime broyeur. Pourquoi, en remontant dans le temps, n'aurions-nous pas affaire à la même tendance évolutive.

Ce qui est certain c'est que les caractères structuraux qui isolent l'*Hyaena prisca* paraissent se retrouver sur le crâne de *Lycyaena chaeretis* du Pontien de Pikermi dont nous devons la description à Pilgrim (1931); ce crâne est caractérisé par son allongement et son étroitesse, par une crête sagittale basse, un palais à bord postérieur droit, des os nasaux qui s'étendent plus loin vers l'avant que chez *Hyaena*, et une ouverture nasale placée plus vers l'avant et moins vers le haut. Les prémolaires supérieures, P_3 surtout, sont quadrangulaires avec un épaississement postéro-interne du bourrelet basal qui entoure le collet de la dent; à la mandibule le bord inférieur est droit, la fosse massétérienne est profonde, la carnassière inférieure a un métaconide et un petit talonide.

Tout ceci semble militer en faveur d'une très grande ancienneté du phylum qui aboutit à l'*Hyaena prisca* quaternaire comme terme ultime.

On ne peut que regretter que les dépôts du Pontien du Lubéron, géographiquement si proches de la grotte de l'Escale, n'aient pas livré de restes de *Lycyaena*.

Source : MNHN, Paris

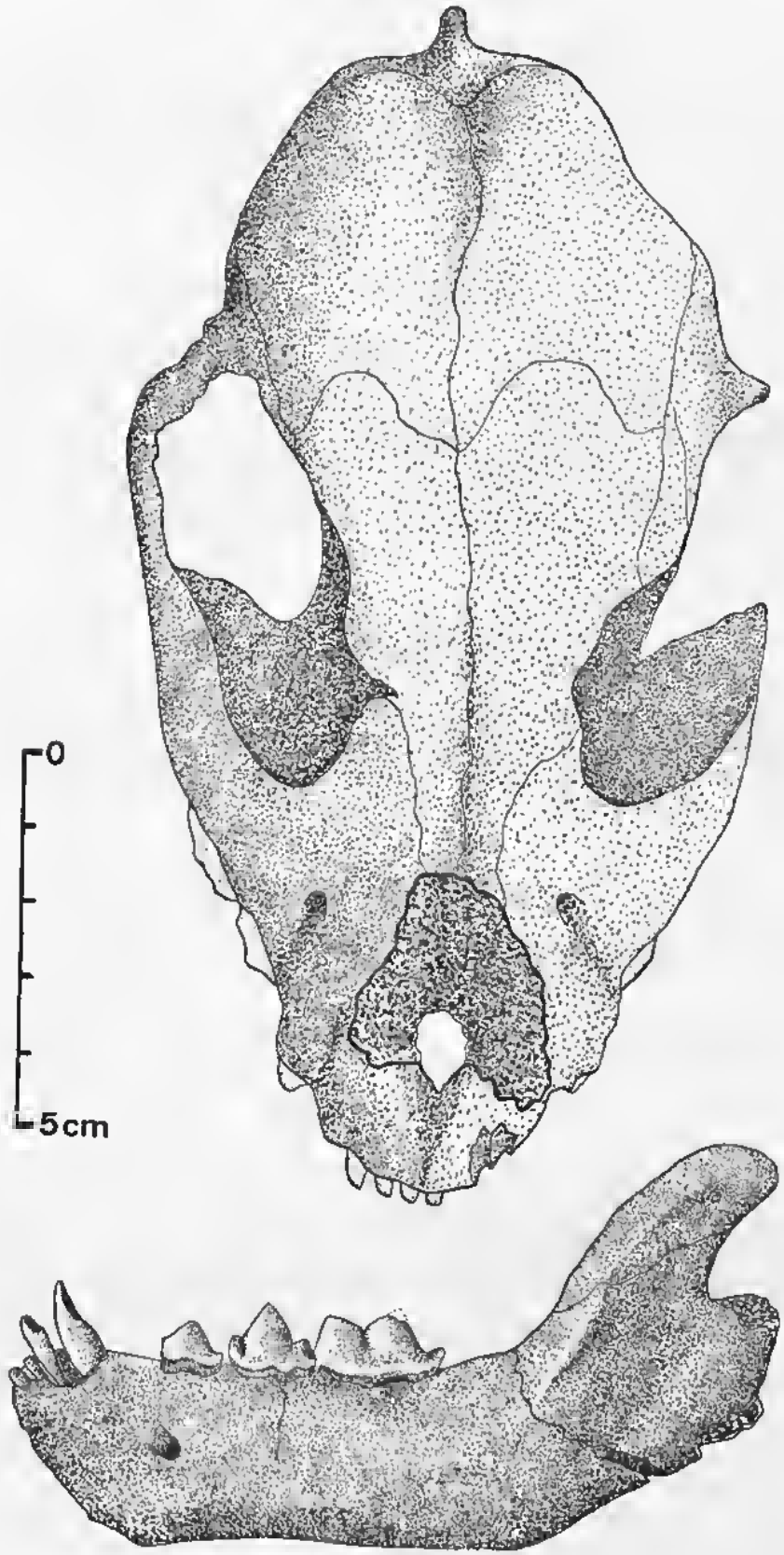


FIG. 37. — *Crocuta spelaea* de la Baume Longue

1. Crâne de jeune.
2. Demi-mandibule gauche.

Source : MNHN, Paris

G. Évolution de l'*Hyaena prisca* au Quaternaire supérieur

Dans le Midi de la France, on ne rencontre plus d'*Hyaena* après le Mindel-Riss. F. Roman (1919) a bien décrit un crâne et une mandibule de jeune Hyaenidé provenant de la Baume Longue dans le Gard, qui sont conservés au Musée d'Histoire Naturelle de Nîmes. J'ai pu en reprendre l'étude et je pense qu'il s'agit en réalité d'un crâne de jeune *Crocuta* (fig. 37).

H. Conclusions relatives à l'étude du genre *Hyaena*

L'*Hyaena prisca* de Lunel-Viel aux origines particulièrement anciennes, représente les derniers individus d'une lignée qui vient mourir dans le Quaternaire moyen. Mais la répartition d'*Hyaena prisca*, un peu mieux connue actuellement, permet de penser que la durée de son expansion au Quaternaire est peut-être un peu plus importante qu'elle ne semblait de prime abord. Elle apparaît mieux localisée dans le temps mais on ne peut encore préciser ses limites exactes : monte-t-elle plus haut que le Mindel-Riss comme paraissent le faire penser les dents de Hollabrun? Descend-elle jusqu'au début du Mindel comme on peut l'imaginer? Autant de questions que les fouilles futures permettront peut-être de résoudre.

II. GENRE *CROCUTA* KAUP, 1828

Au Quaternaire moyen, la première apparition dans le Sud-Est de la France de l'Hyène qui donnera par la suite l'Hyène des cavernes s.s. peut être datée grâce au gisement de Lunel-Viel. Totalement absente des couches mindéliennes de la grotte de l'Escale, elle est au contraire très abondante dans les couches Mindel-Riss de la grotte de Lunel-Viel.

CROCUTA SPELAEA Goldf. *INTERMEDIA* M. de Serres, 1828

Tableaux 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55.
Planches XIII à XIX.

Les restes de *Crocuta* de Lunel-Viel représentent un nombre minimum de 30 individus.

A. Matériel étudié

1. *Crânes.*

LVI-2-1 : crâne auquel manque la partie supérieure de la boîte crânienne depuis l'ouverture des nasaux jusqu'aux occipitaux, les deux arcades zygomatiques et la canine droite. Adulte âgé.

LVI-2-2 : crâne complet sur la face inférieure auquel manque l'arcade zygomatique gauche, les incisives latérales et I^2 gauche ainsi que les deux P^2. Adulte.

LVI-4-3101 : crâne complet auquel manquent l'arcade zygomatique gauche, la canine gauche et l'incisive latérale gauche. Adulte âgé.

LVI-5-461 : crâne sans arcades zygomatiques, à la partie supérieure mal conservée. Il manque les trois incisives droites et les deux canines.

LVI-5-3873 : crâne cassé en avant des P^3. Arrière crâne complet sans arcades zygomatiques, il porte la carnassière gauche et les deux P^3 en train de sortir. Jeune adulte.

LVI-6-334 : crâne auquel manque tout le côté gauche. Arcade zygomatique droite incomplète; il n'y a que les trois dernières prémolaires droites et une carnassière supérieure surnuméraire implantée sous la carnassière droite normale.

LVI-6-2308 : crâne auquel manque la partie antérieure des prémaxillaires avec les incisives, la canine gauche et les deux P^1. Jeune adulte.

LVI-6-2731 : crâne incomplet auquel manque la partie antérieure, avec les incisives et la partie supérieure de la boîte crânienne. Il ne porte que la P^3 droite. Jeune adulte.

LVI-9-1127 : arrière crâne seul. Jeune.

LVI-9-1133 : crâne complet auquel manquent les deux incisives médianes. Adulte.

LVI-9-1536 : crâne complet auquel manquent les deux arcades zygomatiques et la canine droite. Adulte.

Source : MNHN, Paris

LVI-9-2181 : crâne auquel manquent la partie antérieure et les arcades zygomatiques, les incisives, les canines, les P^1 et les carnassières.
LVI-9-2212 : arrière crâne seul.
LVI-9-2621 : crâne d'adulte auquel manquent la majeure partie de la boîte crânienne et la partie antérieure du palais, il porte toutes les incisives, les deux canines, P^1 et P^2 droites.
LVI-9-2748 : arrière crâne seul. Jeune.
LVI-HS-2677 : crâne sans les arcades zygomatiques, ni les incisives, les canines et la P^1 droite.

2. *Dentitions supérieures.*

LVI-2-104 : fragment de mâchoire supérieure portant la carnassière, P^4, P^3 et la racine de P^2. Côté gauche. Adulte.
LVI-2-132 : fragment de mâchoire supérieure portant deux incisives, la canine, P^2 et P^3. Côté droit. Animal âgé.
LVI-2-168 : fragment de mâchoire supérieure portant la carnassière, P^3, P^2 et P^1. Côté droit. Adulte.
LVI-3-417 : fragment de mâchoire supérieure portant la carnassière et P^2. Côté gauche. Jeune adulte.
LVI-4-2036 : fragment de mâchoire supérieure portant la P^3 et la P^2. Côté droit. Jeune adulte.
LVI-6-794 : fragment de mâchoire supérieure, portant P^3 et P^2. Côté gauche. Adulte.
LVI-6-2256 : fragment de mâchoire supérieure portant la carnassière, P^3 et P^2. Côté droit. Jeune adulte.
LVI-9-1083 : fragment de mâchoire supérieure portant la carnassière, P^3 en train de sortir, P^2 et P^1. Côté gauche. Jeune adulte.
LVI-9-1129 : fragment de mâchoire supérieure, portant la carnassière, la P^3 en train de sortir et P^1. Côté droit. Jeune adulte.
LVI-9-2264 : P^3 portée par un fragment de mâchoire supérieure. Côté gauche. Jeune adulte.
LVI-9-2336 : fragment de mâchoire supérieure portant la carnassière, P^3 en train de sortir et P^2. Côté droit. Jeune adulte.

2. *Dents supérieures isolées.*

Carnassières gauches.

LVI-3-1954 : 37,2 mm × 19,4 mm
LVI-5-356 : 36,4 mm × 19 mm
LVI-5-365 : 37 mm × 20 mm
LVI-7-3930 : (non mesurable)
LVI-10-3883 : 35,2 mm

Carnassières droites.

LVI-5-3566 : 37,3 mm × 20,2 mm
LVI-6-2808 : 35,8 mm × 20,2 mm
LVI-8-1935 : (non mesurable)

P^3 gauches.

LVI-4-2200 : 22 mm × 14,5 mm
LVI-4-2054 : 20,9 mm × 15,5 mm
LVI-4-2055 : 20 mm × 14,5 mm
LVI-6-336 : 20,7 mm × 16,4 mm
LVI-9-2787 : 22,4 mm × 18,3 mm

P^3 droites.

LVI-2-1922 : 21,1 mm × 16,1 mm
LVI-6-306 : 23,3 mm × 18,0 mm
LVI-2712 : 22,5 mm × 19,1 mm
LVI-9-944 : 22,0 mm × 14,9 mm

P^2 droites.

LVI-9-2500 : 15,9 mm × 12,9 mm
LVI-11-3924 : 15,9 mm × 11,7 mm

4. *Dentitions inférieures.*

LVI-1-3433 : fragment de mandibule droite avec P_4 et M_1 ; partie antérieure de la branche horizontale cassée. Adulte.
LVI-2-83 : demi-mandibule droite complète. Adulte âgé.
LVI-2-1838 : demi-mandibule gauche à laquelle manque la canine. Adulte âgé.
LVI-3-3041 : fragment de mandibule droite avec la dentition complète. Adulte âgé.
LVI-4-1412 : demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives. Adulte âgé.
LVI-4-2202 : Fragment de mandibule avec la P_4. Jeune adulte.
LVI-4-3588 : fragment de mandibule droite avec toutes les dents sauf deux incisives. Adulte âgé.
LVI-5-395 : fragment de mandibule gauche avec toutes les dents sauf deux incisives. Adulte.
LVI-5-698 : demi-mandibule droite sans les incisives. Adulte.
LVI-5-1478 : demi-mandibule droite avec les canines et P_3; branche montante cassée. Jeune adulte.
LVI-5-1751 : demi-mandibule droite avec la canine et P_3 en train de sortir, non mesurable. Jeune adulte.
LVI-5-2276 : fragment de mandibule droite avec P_3 et P_4. Jeune adulte.
LVI-5-3723 : fragment de mandibule gauche avec toutes les dents sauf deux incisives. Branche montante cassée. Adulte.

1. HS = hors stratigraphie, lambeau de remplissage dans un creux du rocher, tranchée M, de Serres.

Source : MNHN, Paris

LVI-6-368 : demi-mandibule gauche qui porte toutes les dents sauf les incisives. Jeune adulte.
LVI-6-473 : demi-mandibule droite sans les incisives. Branche montante cassée et branche horizontale incomplète. Jeune adulte.
LVI-6-754 : demi-mandibule droite avec P_3, P_4, P_4 et M_1. Adulte âgé.
LVI-9-736 : fragment de mandibule gauche avec toutes ses dents sauf les incisives. Adulte.
LVI-9-846 : demi-mandibule droite avec canine, P_2 et P_3. Branche montante cassée. Jeune adulte.
LVI-9-1063 : demi-mandibule gauche avec P_3, P_3 en train de sortir. Branche montante cassée. Jeune adulte.
LVI-9-1180 : demi-mandibule droite avec la canine, P_2, P_3 et P_4. Os mandibulaire incomplet. Adulte.
LVI-9-1630 : fragment de mandibule gauche auquel manquent la carnassière et les incisives. Branche montante incomplète. Jeune adulte.
LVI-9-1786 : demi-mandibule gauche à laquelle manquent les incisives médianes. Branche montante et branche horizontale cassées. Adulte.
LVI-9-1961 : demi-mandibule droite avec les quatre dents molaires. Adulte âgé.
LVI-9-1986 : demi-mandibule gauche à laquelle manquent toutes les incisives; branche montante cassée. Adulte.
LVI-9-2408 : demi-mandibule droite à laquelle manquent toutes les incisives. Adulte.
LVI-9-2898 : fragment de mandibule gauche avec toutes les dents sauf les incisives. Jeune adulte.
LVI-10-1410 : fragment de mandibule droite avec les quatre dents molaires et dont la branche montante est cassée. Adulte âgé.

5. *Dents inférieures isolées.*

Carnassières gauches.

	métaconide	long × larg.	paraconide	protoconide	différence
LVI-7-1850 :	présent	30,8 × 13,2	14,5	12,0	2,5
LVI-3-2196 :	absent	30,8 × 13,7	14,5	12,5	2,0
LVI-4-2064 :	absent	31,5 × 13,7	14,0	12,0	2,0
LVI-9-1851 :	vestigial	30,0 × 12,1	13,5	11,4	2,1
LVI-2-3629 :	présent	29,0 × 12,7	13,0	10,8	2,2

Carnassières droites.

LVI-9-1211 :	présent	33,2 × 13,8	14,1	12,2	1,9
LVI-9-1666 :	absent	30,7 × 12,3	12,4	11,0	1,4
LVI-1-170 :	absent	29,0 × 12,9	13,7	11,9	1,8
LVI-2-26 :	absent	28,8 × 11,2	12,9	11,0	1,9

Carnassières en train de sortir sur des mandibules de jeunes adultes.

LVI-9-2406 : avec métaconide.
LVI-9-1382 : avec métaconide.
LVI-9-1568 : sans métaconide.
LVI-9-2737 : sans métaconide.

P_4 droite.

LVI-4-2214 : 23,0 × 13,8 mm

P_4 gauches.

LVI-9-1048 : 23,0 × 13,5 mm
LVI-2,3-3121 : 22,5 × 13,5 mm
LVI-5-3841 : 22,3 × 14,1 mm
LVI-2-3625 : 21,5 × 13,2 mm
LVI-4-2148 : 23,0 × 14,1 mm

P_3 gauche.

LVI-9-2800 : 21,1 × 14,8 mm

P_3 gauche.

LVI-9-242 : 15,1 × 11,8 mm

P_3 droites.

LVI-9-1623 : 15,4 × 11,2 mm
LVI-5-3123 : 15,2 × 11,2 mm

6. *Dentitions de lait supérieures.*

LVI-2-131 : fragment de maxillaire gauche avec les prémolaires définitives en train de sortir.
LVI-4-3091 : fragment de maxillaire droit avec D^1 et D^3.
LVI-5-3325 : fragment de maxillaire gauche avec les prémolaires définitives en train de sortir.
LVI-9-841 : fragment de maxillaire gauche avec D^1 et D^2.
LVI-9-990 : crâne avec D^3 gauche et droite et les P^4 en train de sortir.
LVI-9-2078 : fragment de maxillaire gauche avec D^1, D^3 et D^3.
LVI-9-2272 : fragment de maxillaire avec les bourgeons de dents définitives.

Source : MNHN, Paris

LVI-9-2499 : fragment de maxillaire gauche avec D^1 et D^2.
LVI-9-2673 : fragment de maxillaire droit avec D^1.
LVI-9-3518 : fragment de maxillaire gauche avec D^2.
LVV-10014 : carnassière de lait.

7. *Dentitions de lait inférieures.*

LVI-1-3196 : demi-mandibule gauche avec D_2, D_3 et D_4.
LVI-9-674 : fragment de mandibule gauche avec D_2 et D_4.
LVI-9-1358 : fragment de mandibule droite avec D_2, D_3 et D_4.
LVI-9-1568 : fragment de mandibule gauche avec D_2.
LVI-9-2570 : fragment de mandibule droite avec D_3.
LVI-9-4066 : fragment de mandibule gauche avec la canine D_3 et D_3.
LVI-9-2737 : fragment de mandibule gauche avec la carnassière définitive, D_4 et les bourgeons apparents des prémolaires définitives.
LVI-9-2633 : fragment de mandibule gauche avec D_2 et D_3.
LVI-9-835 : fragment de mandibule droite avec D_2.
LVI-9-3560 : fragment de mandibule gauche avec D_3.

Carnassières de lait isolées.

LVI-9-2139 : (17,9 mm de longueur)
LVI-8-832 : (18,5 mm de longueur)
LVI-2-25 : (18,1 mm de longueur)
LVI-9-2964 : (18,8 mm de longueur)
LVI-9-3501 : (16,5 mm de longueur)

D_3 isolées.

LVI-9-1123 : (13,8 mm de longueur).
LVI-9-1232 : (14 mm de longueur).
LVI-9-2086 : (13,2 mm de longueur).
LVI-9-1430 : (13,9 mm de longueur).

B. Caractères généraux des crânes et des dents de la *Crocuta* de Lunel-Viel

1. *Crânes et dentitions supérieures* (Tabl. 45 et 46, Pl. XIII à XIX).

Le crâne de *Crocuta* est caractérisé par sa forme triangulaire; il est surmonté par la crête pariétale haute et très aiguë, elle-même implantée sur un arrière-crâne très comprimé transversalement. Sa longueur et son volume sont supérieurs à ceux du crâne de l'Hyène tachetée actuelle (*Crocuta crocuta*). Sur le fossile (LVI-6-2308) l'arrière-crâne est plus aminci vers le haut et de coupe transversale plus triangulaire que chez un individu de l'espèce actuelle de même âge (Coll. Reg. n° 246). Le frontal est large et bombé, précédé par deux os nasaux courts et relativement étroits; l'ouverture des nasaux est ovalaire, étirée dans le sens antéro-postérieur. L'orbite qui est ouverte dans sa partie postérieure est de forme plutôt quadrangulaire; l'arcade zygomatique qui lui fait suite est renflée et élargie un peu en arrière du processus orbitaire.

En *norma occipitalis*, on constate que les occipitaux sont étroits, redressés à l'oblique, limités à leur point de jonction par une crête médiane peu développée; les condyles occipitaux sont saillants et disposés obliquement. Vue de profil, la crête pariétale est rectiligne, puis il y a une brusque rupture de pente au niveau du frontal et le profil fronto-nasal s'incline selon une pente régulière à 45° environ jusqu'aux incisives incluses.

Sur la face inférieure, on distingue deux grosses bulles tympaniques allongées dans le sens longitudinal et très aplaties. Le processus paroccipital est beaucoup plus développé, surtout en épaisseur, que chez l'Hyène tachetée actuelle. Les deux arcades zygomatiques puissantes et épaisses portent à leur naissance la fosse glénoïde qui est large et bordée à l'arrière par le processus post-glénoïdien très épais et beaucoup plus important chez le fossile que sur l'Hyène tachetée actuelle; la zone articulaire a un grand rayon de courbure, plus grand que chez la *Crocuta* actuelle.

Le palais est large, fortement déprimé en son centre avec deux petites fosses à la base des carnassières. Son bord postérieur n'est pas rectiligne car le palatin se prolonge légèrement vers l'arrière.

Les dents supérieures sont implantées régulièrement les unes à côté des autres sans chevauchement. Les incisives médianes sont petites, les I^2 de taille moyenne et les I^3 caniniformes. Un léger diastème sépare la troisième incisive de la canine qui est assez coupante; les canines sont beaucoup plus puissantes que sur l'espèce actuelle.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 45. — *Crânes de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	HS-2677	2-1	2-2	4-3701	5-461	5-3873	6-334	6-2308	6-2731	9-1133	9-1536	9-2181	9-2621
Longueur totale	280	250 env.	–	271	–	–	250 env.	–	–	270 env.	260 env.	–	–
Largeur maxima	–	–	92 × 2	93 × 2	–	–	80 × 2	–	–	–	172 env.	–	–
Hauteur maxima	124,5	–	118	126	–	–	116,0	98 env.	–	115 env.	120 env.	105 env.	–
Longueur totale du palais (incisives non comprises)	127 env.	120 env.	123	118	117 env.	–	–	–	–	120 env.	118 env.	–	–
Largeur du palais mesurée entre le talon des carnassières	59,6	62,2	67 env.	64,5	65,0	60 env.	–	53,8	62 env.	68,5	62,2	62,5	–
Largeur du palais mesurée entre les canines	35,5	38,5	41,0	38 env.	37 env.	–	36,0	–	–	36 env.	40,0	–	–
Longueur totale condylobasale	250 env.	240 env.	251,0	240 env.	240 env.	–	240 env.	–	–	245 env.	244 env.	–	–
Longueur totale de la rangée dentaire	122,5	121,5	123,0	117,2	125,0	–	123,0	–	–	122,5	122,5	–	–
Longueur des dents molaires	81,5	81,2	83 env.	78,5	81,5	–	82,5	83 env.	83,0	81,3	84,0	–	83,8
Longueur de P^1	6,7	7,8	–	7,3	7,5	–	–	–	–	7,2	7,1	–	8,5
Largeur de P^1	6,0	6,5	–	6,5	6,0	–	–	–	–	7,1	7,5	–	7,4
Longueur de P^2	14,8	14,8	17,0	14,2	16,0	–	15,0	16,0	–	15,5	16,2	16,0	16,5
Largeur de P^2	11,9	11,2	12,2	10 env.	12,5	–	11,8	12,8	–	11,2	12,8	12,8	13,0
Longueur de P^3	21,5	21,5	23,0	20,0	22,2	–	22,5	22,0	20 env.	21,5	21,2	21,4	23,0
Largeur de P^3	17,6	16,5	18,2	15,5	17,1	–	18,0	19,3	16 env.	17,8	17,8	17,8	20,0
Longueur de P^4	37,3	35,8	37,5	34,5	36,5	38,6	39,5	39,0	–	36,0	36,5	–	38,5
Largeur maxima de P^4	20,7	19,4	19,2	19,0	18,8	20,2	19,0	20,0	–	18,3	17,7	–	21,5
Longueur de M^1	–	4,3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6,1
Largeur de M^1	–	5,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,5
% par rapport à la longueur de la carcassière ramenée à 100 :													
P^3	57	60	61	–	60	–	56	56	–	59	58	–	
P^2	39	41	45	–	43	–	37	41	–	43	44	–	
P^1	17	21	–	–	20	–	–	–	–	20	19	–	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 46. — *Dentitions supérieures isolées de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	2-104	2-132	2-168	3-417	4-2036	6-784	6-2256	9-1083	9-1129	9-2264	9-2336
Longueur des dents prémolaires	85 env.	–	85,3	–	–	–	–	76 env.	–	–	–
Longueur × largeur de la carnassière	39 × 21,2	–	38,3 × 21,3	35,8 × 20,6	–	–	36,6 × 19,9	37,8 × 19,8	37,8 × 19,4	–	38,6 × 19,6
Longueur × largeur tuberculeuse	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Longueur × largeur de la P^3	23,8 × 19,3	21,9 × 17,0	22,8 × 18,5	22,6 × 18,2	22,2 × 18,5	22,9 × 18,4	23,4 × 18,2	21,1 × 18,1	23,0 × 18,5	23,9 × 18,1	23,0 × 17,6
Longueur × largeur de la P^2	17 × 12,8	14,4 × 10,8	16,3 × 12,5	–	16,0 × 12,7	16 × 12,8	– × 12	14,9 × 11,8	–	–	14,9 × 11,3
Longueur de la P^1	–	–	7,0	–	–	–	–	6,7	6,8	–	–
Longueur de la carnassière /largeur transversale	18	–	17	17	–	–	18	19	19	–	19
Rapport de la longueur des prémolaires à la longueur de la carnassière ramenée à 100											
Longueur de la P^3	61	–	59	63	–	–	63	56	60	–	59
Longueur de la P^2	43	–	42	–	–	–	–	39	–	–	39
Longueur de la P^1	–	–	17	–	–	–	–	17	18	–	–

Source : MNHN, Paris

La P^1 est petite à une seule pointe; la P^2, plus forte, reste une dent basse, elle possède un protocône à base élargie cerné par un bourrelet sur la face interne et un métastyle peu développé. La P^3 est forte à sa base, beaucoup plus haute que la P^2 et un peu plus que la P^4. Les prémolaires sont plus larges et plus gonflées que sur l'espèce actuelle. Le protocône de la P^3 est large et occupe pratiquement toute la surface de la dent; le métastyle qui lui est accolé est petit, presque plus réduit que sur la P^2 qui précède; le cingulum qui entoure du côté interne le collet de la dent est faible, mal individualisé, le parastyle est presque inexistant.

La carnassière supérieure est puissante, caractérisée par un métacône allongé et un talon légèrement projeté vers l'avant. Le parastyle est réduit, le protocône acéré et haut, le métacône tranchant et allongé. Ces trois parties sont de longueur inégale et leur longueur relative diminue de l'arrière vers l'avant.

Quand la tuberculeuse est conservée, elle est petite et rectangulaire; elle est implantée à l'oblique vers l'arrière et située au tiers postérieur du métacône de la carnassière supérieure. Comme cette description permet de le constater, les crânes de *Crocuta* de Lunel-Viel sont caractérisés par leur forme haute et comprimée antéro-postérieurement, leur museau court et ramassé et les caractères de leur dentition supérieure.

Ces crânes se rapprochent incontestablement de ceux de l'espèce actuelle mais ils s'en distinguent par une plus grande taille. De plus, les prémolaires et les canines sont plus fortes.

L'étude métrique des dents supérieures permet de préciser les caractères de l'animal de Lunel-Viel.

La comparaison des rapports dentaires de *Crocuta* et d'*Hyaena* fossiles est intéressante, car elle permet d'établir assez sûrement des différences. Pour *Crocuta*, les prémolaires sont moins développées que sur *Hyaena*. En ramenant à 100 la longueur de la carnassière supérieure, on obtient pour la P^3 un rapport qui varie entre 56 et 61, alors que chez *Hyaena* ce rapport est de 66 à 68 donc beaucoup plus fort.

Pour la P^2, chez *Crocuta* ce rapport varie entre 37 et 43, alors que chez *Hyaena* il est supérieur à 50 (51-52) et donc aussi beaucoup plus fort. Enfin pour P^1, il est de 17-19 sur *Hyaena* et varie entre 17 et 21 chez *Crocuta*, il est donc comparable.

On peut considérer comme caractéristique le rapport de la longueur des prémolaires à la longueur des carnassières supérieures; ceci permet de mettre en évidence des P^2 et P^3 plus développées chez *Hyaena* que sur *Crocuta*. En valeur absolue ceci est aussi visible mais moins net : sur *Hyaena* la P^2 mesure 17,7 et 18,3 mm, alors que chez *Crocuta* cette longueur varie entre 14 et 17 mm. La P^3 mesure 23,2 mm et 23,8 mm chez *Hyaena*, le plus souvent sa longueur est inférieure à ces valeurs chez *Crocuta*. La longueur de la carnassière supérieure les différencie aussi : 34 mm chez *Hyaena* et au contraire plus de 35 mm chez *Crocuta* chez laquelle elle peut atteindre 39 mm [1].

Enfin, lorsque la tuberculeuse est conservée, on peut voir qu'elle est très développée chez *Hyaena*, au contraire très réduite et ne dépassant pas 6 mm de largeur chez *Crocuta*.

Les mesures générales du crâne par contre, sont moins caractéristiques et ne peuvent servir à différencier les deux genres.

2. *Mandibules et dentitions inférieures* (Tabl. 47, fig. 38).

On retrouve sur les dents inférieures tous les caractères de *Crocuta*. Les incisives inférieures sont rarement conservées mais sur LVI-9-1838, malgré une certaine usure, on peut voir qu'elles sont fortes, plus que leurs homologues chez *Hyaena*. L'incisive médiane en particulier, présente une implantation perpendiculaire qui peut parfois faire penser à une dent de Primate dont on peut cependant la différencier par la présence d'un léger bourrelet lingual. L'incisive latérale porte un fort bourrelet du côté externe, mais la véritable forme « trilobée » n'est pas aussi visible que sur les dents supérieures. La canine est assez grêle et porte deux arêtes mousses sur la face linguale, l'une située antérieurement, l'autre un peu plus en arrière. Le diastème qui sépare la canine des prémolaires est court et de dimension assez constante.

La P_2 est robuste, son protoconide est large, il est suivi d'un denticule du côté lingual qui est peu développé, les bords labial et lingual de la dent sont presque parallèles, au contraire de ce que l'on observe sur la *Crocuta* würmienne chez laquelle la partie arrière de la dent est beaucoup plus renflée que la partie antérieure, comme sur l'espèce actuelle.

La P_3 porte un protoconide très haut qui n'est pas précédé comme sur l'*Hyaena* d'un parastylide développé : cette dent est aussi puissante que sur la *Crocuta* würmienne.

1. Sur LVI-4-3701, la carnassière supérieure mesure seulement 34,5 mm mais il s'agit d'un animal très âgé chez lequel le métacône de la carnassière est abrasé.

Source : MNHN, Paris

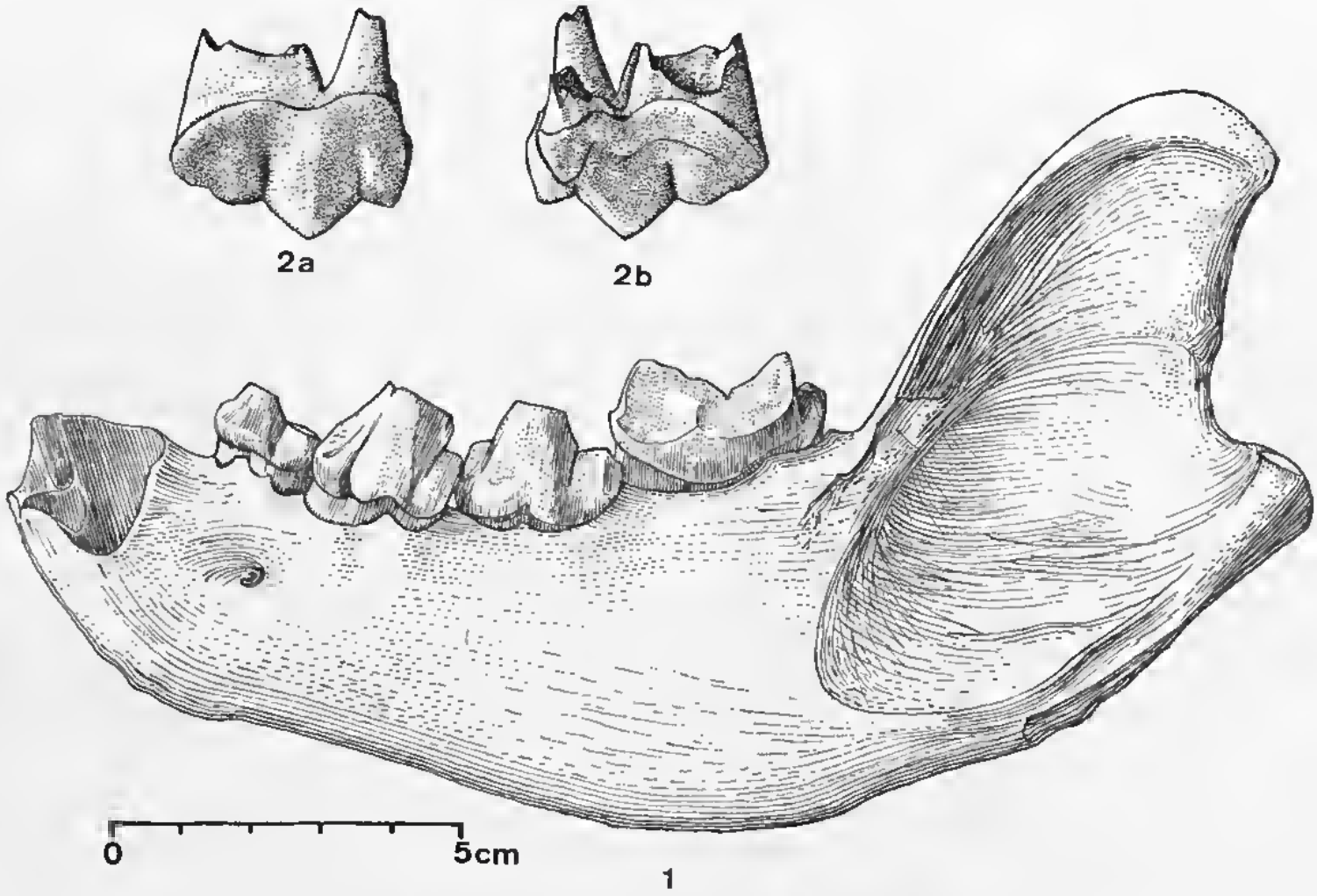


FIG. 38. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel (collection M. de Serres)

1. Demi-mandibule gauche, face externe (n° 184).
2. Carnassière supérieure droite (n° 100) : 2*a*. face externe; 2*b*. face interne.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 47. — *Mandibules de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	LVI-10-1410	LVI-9-2898	LVI-9-2408	LVI-9-1966	LVI-9-1961	LVI-9-1938	LVI-9-1796	LVI-9-1180
Longueur totale de la mandibule	–	185,0	188,5	–	205 env.	219 env.	–	–
Longueur totale de la rangée dentaire depuis la partie antérieure de la canine jusqu'au bord postérieur de la carnassière	–	113,5	112,5	114 env.	117 env.	117 env.	–	–
Longueur des dents molaires	90 env.	86,5	85 env.	85,5	82 env.	85,0	92,4	–
Longueur × largeur de la carnassière	27 × ?	30,2 × 12	28 × 12,4	28,3 × 11,8	26,4 × 12	27 × 12,2	33 × 13,5	–
Métaconide	Présent	Vestigial	Présent	Présent	Présent	Présent	Présent	–
Longueur du paraconide (à mi-hauteur)	– (1)	13,9	13,1	13,2	– (1)	– (1)	14,8	–
Longueur du protoconide (à mi-hauteur)	– (1)	13,3	11,0	11,4	– (1)	– (1)	12,3	–
Différence de longueur entre les 2 lobes	–	0,6	2,1	1,8	–	–	2,5	–
Longueur × largeur de la P_4	–	22,8 × 13,9	22 × 14	22,2 × 13,5	21 × 13,5	20,8 × 13,9	24,2 × 15,2	23,2 × 14,9
Longueur × largeur de la P_3	20,2 × 14,8	21,6 × 15,2	21 × 15,5	20,2 × 15,3	21 × 15,7	21,2 × 15,7	23,0 × 17,0	23,5 × 17,7
Longueur × largeur de la P_2	15,5 × 10,8	15,6 × 10,3	16 × 10,6	15,5 × 10,4	14 × 10,2	14,2 × 10,2	16,3 × 12,5	12,2 × 9,8
Longueur entre le condyle et la partie antérieure de la canine	–	178 env.	182 env.	–	195 env.	195 env.	–	–
Hauteur de la mandibule en arrière de M_1	–	46,5	54 env.	52 env.	61,5	58,7	–	–
Hauteur de la mandibule sous P_3	–	36,8	41 env.	40,5	48,0	45,0	–	–
Longueur du diastème	8 env.	10,5	12 env.	11,0	11 env.	10,0	9,2	10,0

(1) Animal trop âgé.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 47. — *Mandibules de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*) [Suite]

Mesures	LVI-9-1063	LVI-9-846	LVI-9-736	LVI-6-754	LVI-6-473	LVI-6-368	LVI-5-3723	LVI-5-1478	LVI-5-689
Longueur totale de la mandibule.....	–	–	191 env.	197 env.	–	178 env.	–	–	186,5
Longueur totale de la rangée dentaire depuis la partie antérieure de la canine jusqu'au bord postérieur de la carnassière.....	–	–	115,5	119 env.	–	109 env.	–	–	111 env.
Longueur des dents molaires.....	–	–	87,2	89,9	86,4	83,6	86,9	–	84 env.
Longueur × largeur de la carnassière.....	–	–	27,4 × 12,5	31,7 × 13,2	30,5 × 13	29,3 × 12,7	29,5 × 12,1	–	29,2 × 12,7
Métaconide.....	–	–	Absent	Présent	Présent	Présent	Absent	–	Absent
Longueur du paraconide (à mi-hauteur).....	–	–	13,0	14,4	14,4	13,5	13,6	–	12,9
Longueur du protoconide (à mi-hauteur).....	–	–	10,9	12,1	12,3	12,5	11,9	–	10,9
Différence de longueur entre les 2 lobes.....	–	–	2,1	2,3	2,1	1,0	2,7	–	2,0
Longueur × largeur de la P_4.....	–	–	22,0 × 13,7	23,8 × 14,9	22,8 × 14,2	22,3 × 13,9	23,2 × 13,9	–	21,8 × 13,5
Longueur × largeur de la P_3.....	–	20,5 × 15,5	21,5 × 15,2	23,3 × 16,2	22,0 × 15,7	21,7 × 14,9	21,5 × 14,9	–	20,3 × 15,2
Longueur × largeur de la P_2.....	15,5 × 10,9	15,5 × 10,5	16,1 × 10,9	15,1 × 9,4	15,2 × 11,2	15,0 × 11,4	15,0 × 11,5	14,2 × 10,0	15,0 × 10,2
Longueur entre le coudyle et la partie antérieure de la canine.....	–	–	189,0	191,5	–	174,8	–	–	179,8
Hauteur de la mandibule en arrière de M_1...	–	–	58,2	60,9	–	51,2	–	–	57,5
Hauteur de la mandibule sous P_2.....	–	–	42,5	46,4	–	34,2	–	–	40,0
Longueur du diastème.....	–	7,5	12,2	10,6	8,4	7 env.	10,0	–	9,9

0 564019 6

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 47. — *Mandibules de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*) [Suite et fin]

Mesures	LVI-5-395	LVI-4-3588	LVI-4-2202	LVI-4-1630	LVI-4-1412	LVI-3-3041	LVI-2-2276	LVI-2-83	LVI-1-3433
Longueur totale de la mandibule.....	183 env.	187,5	–	–	187 env.	190 env.	–	195 env.	–
Longueur totale de la rangée dentaire depuis la partie antérieure de la canine jusqu'au bord postérieur de la carnassière.....	110 env.	108,5	–	–	110 env.	115,5	–	116 env.	–
Longueur des dents molaires.....	84,5	80,0	–	–	80 env.	88,0	–	86,5	–
Longueur × largeur de la carnassière.....	28,5 × 12,8	27,9 × 11,5	–	–	25,3 × 11,7	28,9 × 13,0	–	30,7 × 12,8	29,8 × 12,8
Métaconide.....	Absent	Absent	–	–	Absent	Absent	–	?	Absent
Longueur du paraconide (à mi-hauteur).....	13,4	– (1)	–	–	– (1)	– (1)	–	– (1)	13,8
Longueur du protoconide (à mi-hauteur).....	11,4	– (1)	–	–	– (1)	– (1)	–	– (1)	11,5
Différence de la longueur entre les 2 lobes....	2,0	–	–	–	–	–	–	–	2,3
Longueur × largeur de la P_4.....	21,1 × 13,5	20,8 × 12,8	23,9 × 13,6	23,0 × 14,8	20,6 × 12,7	22,2 × 13,8	–	21,8 × 14,3	22,8 × 14,3
Longueur × largeur de la P_3.....	20,8 × 14,5	19,4 × 14,1	–	20,5 × 15,8	19,4 × 14,0	21,8 × 15,7	21,5 × 14,5	21,5 × 15,9	–
Longueur × largeur de la P_2.....	15,1 × 10,8	12,8 × 10,0	–	16,0 × 11,8	12,8 × 10,3	15,5 × 10,8	17,0 × 11,3	14,5 × 11,8	–
Longueur entre le condyle et la partie antérieure de la canine.....	178 env.	171,5	–	–	175 env.	181,8	–	186,5	–
Hauteur de la mandibule en arrière de M_1 ...	56 env.	48,0	–	–	54,0	53,5	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous P_3.....	40,5	40,5	–	30,5	40,9	43,0	–	–	–
Longueur du diastème.....	10,0	11,8	–	–	10,0	9,8	5 env.	–	–

(1) Animal trop âgé.

Source : MNHN, Paris

La P_4 est particulièrement intéressante car elle est plus grêle que celle de l'espèce würmienne qui possède un talonide plus renflé; mais elle est encore plus puissante que celle de l'espèce actuelle; chez cette dernière les prémolaires inférieures sont cernées par un léger cingulum sur la face labiale très visible à l'avant et à l'arrière de la dent, qui n'existe pas sur les mandibules fossiles.

La carnassière inférieure, enfin, se caractérise commez chez toutes les *Crocuta* par l'extrême réduction de son talonide qui porte un hypoconide tranchant faisant suite au protoconide. Le paraconide est symétrique du protoconide qui porte lui-même quelquefois un métaconide vestigial qui n'est jamais aussi développé que sur *Hyeana*.

Au point de vue métrique, la longueur du protoconide de la carnassière inférieure, mesurée à mi-hauteur, et celle du paraconide, donnent une différence moyenne de 1,9 mm en moyenne pour toutes les carnassières inférieures du gisement de Lunel-Viel (extrêmes 2,7 mm-0,6 mm). Pour les couches supérieures seules, j'obtiens 2,0 mm de moyenne (extrêmes : 1,0 mm et 2,7 mm) et la moyenne tombe à 1,8 mm pour les couches inférieures (extrêmes : 0,6 mm et 2,5 mm).

Le lobe antérieur de la carnassière inférieure (paraconide) est beaucoup plus long et plus fort sur l'espèce actuelle et la différence de longueur entre les deux lobes atteint 2,6 mm de moyenne, ce qui montre une asymétrie très accentuée.

Un des caractères métriques les plus intéressants est relatif à la différence de largeur existant entre la carnassière inférieure et la P_4; en vue occlusale, on remarque rapidement que la P_4 est assez tranchante par rapport à celle de la *Crocuta* würmienne par exemple; la différence d'épaisseur entre la P_4 et la carnassière inférieure sur l'Hyène de Lunel-Viel est assez grande : elle varie entre 1,8 et 0,8 mm.

Un fait morphologique doit retenir notre attention un peu plus longuement. L'absence ou la présence du métaconide paraît être liée au niveau stratigraphique d'où provient le fossile. En effet, sur 15 carnassières inférieures avec un métaconide, une seule provient du niveau 2; toutes les autres proviennent des couches inférieures : 10, 9, 7 et 6. Sur 15 autres carnassières sans métaconide, 5 proviennent des niveaux 9 et les 10 autres des niveaux 5, 4, 3, 2 et 1. Cela représente dans les niveaux inférieurs (9 et 10) deux tiers des carnassières inférieures de *Crocuta* avec métaconide contre un tiers seulement sans métaconide, soit 33 %; ce pourcentage passe à 90 % dans les niveaux supérieurs (5 et au-dessus), où il y a 10 carnassières sur 11 qui sont sans métaconide. On peut se demander si la disparition progressive du métaconide est en relation avec une autre transformation de la dentition; or, il ne semble pas qu'il y ait de rapport entre la longueur de la carnassière et la présence du métaconide, car les longueurs des carnassières inférieures à métaconide recouvrent les longueurs des carnassières sans métaconide. Par contre, il paraît nécessaire de prendre en considération dans une population, le nombre des carnassières inférieures avec ou sans métaconide; bien que ce soit un caractère inconstant, le pourcentage relatif de l'un à l'autre groupe peut donner le degré d'évolution d'une population par rapport à une autre; c'est ce que nous ferons à la fin de ce chapitre.

3. *Dentition de lait* (Tabl. 48 et 49).

a. *Dentitions de lait supérieures* (fig. 39).

Les dents de lait sont assez nombreuses. Un élément (LVI-9-2078) est particulièrement intéressant, il porte les trois dents de lait supérieures; la D^1 est tranchante, son protocône est élargi à la base et elle se caractérise par sa simplicité car il n'y a pas de cuspide accessoire. La carnassière de lait (D^2) qui lui fait suite est de structure complexe : elle comporte un protocône aigu et tranchant précédé de deux cuspides, l'une dans l'angle antéro-externe, l'autre en position antéro-interne un peu en arrière de la précédente; le talon de la carnassière de lait est presque médian, il est bas et peu développé; la partie tranchante se termine par un métacône.

La D^3 est triangulaire; le côté antérieur est le plus long, le côté postéro-interne le plus court; comme chez la *Crocuta* actuelle, le bord externe est rectiligne. Chez *Hyaena* ce bord forme une ligne brisée ce qui donne à cette dent une forme en étoile assez caractéristique.

J'ai pu dénombrer cinq dentitions de lait toutes identiques à ce schéma et quelques dents isolées; parmi celles-ci, l'une (LVV-10014) provient des limons rouges et se caractérise par une réduction de sa largeur antérieure; cette seule différence qui porte sur le volume, ne semble pas un critère suffisant pour l'isoler de l'ensemble des autres dents.

b. *Dentitions de lait inférieures* (fig. 40).

Plusieurs mandibules appartiennent à de très jeunes individus et portent encore toute la dentition de lait. Je pense que l'on peut toutes les rapporter au genre *Crocuta*.

La D_2 est simple, assez féline, sans cuspide accessoire, uniquement formée par le protoconide.

Source : MNHN, Paris

La D_4 est beaucoup plus complexe, elle porte à l'avant un fort denticule antérieur situé dans l'angle antéro-interne qui se continue par un bourrelet sur la face externe de la dent; celui-ci est suivi d'un fort protoconide très tranchant, qui se termine par une amorce de talon assez développé.

La carnassière de lait montre une partie antérieure tranchante formée du paraconide et du protoconide; elle est suivie d'un talonide très développé, proportionnellement plus que sur la dent définitive, elle porte un endoconide et un hypoconide très aigus. Il m'a semblé possible de distinguer un rudiment de métaconide sur LVI-9-3501 et LVI-9-2139; comme il n'atteint quand même pas le développement visible sur les carnassières inférieures de lait d'*Hyaena*, je pense qu'il s'agit là simplement d'un caractère sporadique des dents de lait de *Crocuta* de Lunel-Viel. Il faut mettre à part la carnassière 9-3501 qui se distingue des autres carnassières de lait par une taille plus réduite et une hauteur un peu moindre, son attribution spécifique est douteuse car elle pourrait provenir d'un jeune *Hyaena*.

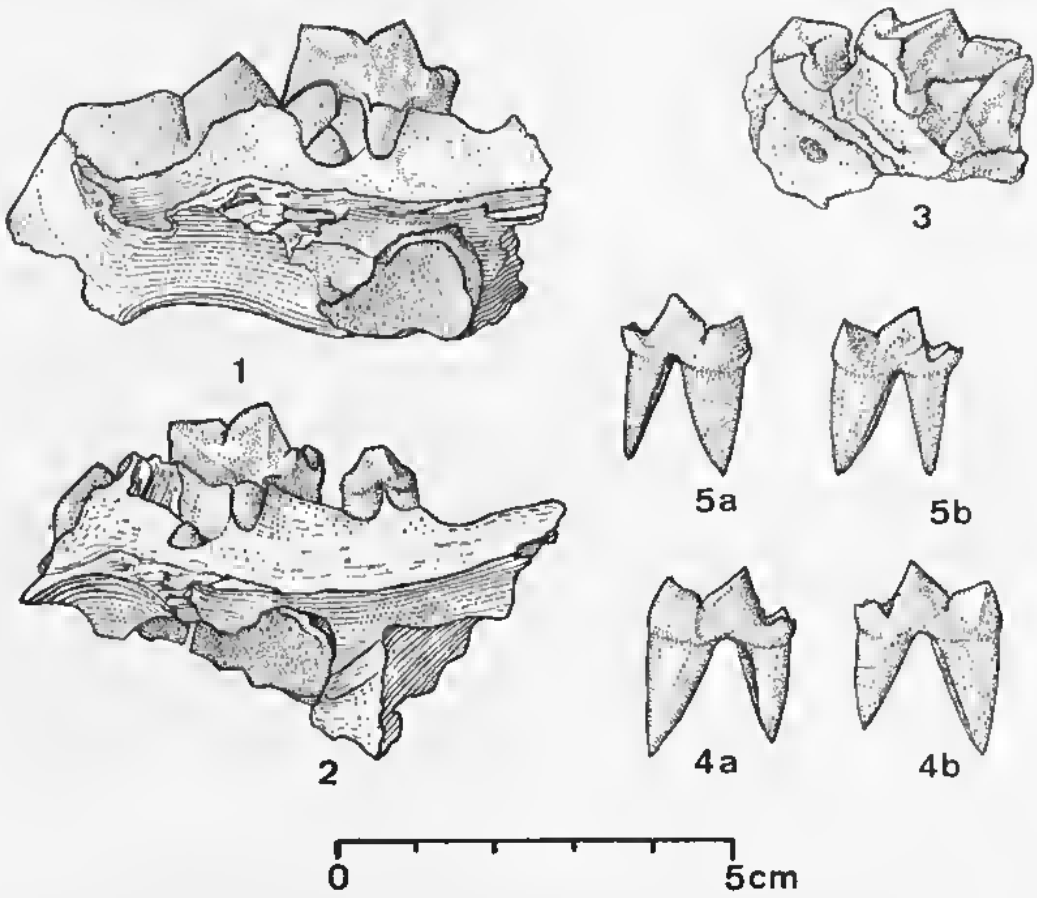


FIG. 39. — Dents de lait de *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel

1. Fragment de mâchoire supérieure droite de jeune avec la carnassière de lait et la carnassière définitive (9-1661).
2. Mâchoire supérieure droite de lait, face interne (9-2631).
3. Mâchoire supérieure gauche avec la dentition de lait, face interne (9-2078).
4. Carnassière inférieure gauche de lait (9-2964) : 4*a*. face externe; 4*b*. face interne.
5. Carnassière inférieure droite de lait (9-3501) : 5*a*. face externe; 5*b*. face interne.

C. Le squelette post-crânien

1. — *Atlas :* un atlas incomplet (LVI-2-38) provient d'une *Crocuta* car le départ des ailes latérales montre qu'elles sont moins développées et plus épaisses que sur l'Hyène striée. L'allure générale est proche de celle d'un atlas de *Crocuta* actuelle.

2. — *Axis :* c'est une vertèbre incomplète (LVI-5-1003) mais la largeur du corps vertébral, plus important chez *Crocuta*, permet de la rapporter à ce genre.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 48. — *Dentitions de lait de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	9-841	4-3091	9-3518	9-1221	9-1661	9-2078	9-2499	9-2631	9-2673	9-2785	LVV-10014	2-3619
Dentitions supérieures												
Longueur de D^1	11,2	10,3	–	–	–	10,5	9,9	–	10,2	–	–	10,4
Longueur de D^3	21,0	20,7	20,5	20,2	20,6	22,4	21,0	20,8	–	19,5	20,6	19,8
Longueur de $D^{3'}$	–	–	–	–	–	11,2	–	9,8	–	–	–	10,8
	1-3196	9-674	9-835	9-1246	9-1358	9-1568	9-2370	9-2560	7-2633	9-2737	9-2792	9-4066
Dentitions inférieures												
Longueur de D_2	9,6	9,9	8,8	9,2	9,2	–	–	–	9,0	–	10,2	9,0
Longueur de D_3	13,5	–	–	12,5	13,5	13,2	13,5	13,0	12,8	12,9	13,9	13,5
Longueur de D_4	18,6	20,0	–	18,0	17,0	–	–	–	–	–	17,3	–

Source : MNHN, Paris

3. — *Humérus*: il n'y a que des extrémités distales, assez proches de ce que l'on observe sur l'espèce actuelle. Chez *Hyaena*, l'os est beaucoup moins comprimé transversalement et l'insertion du deltoïde est moins puissante, l'extrémité distale est moins large et les lèvres de la poulie distale sont plus resserrées (1).

4. — *Radius* (fig. 41) : chez la *Crocuta*, le radius est un os allongé, à diaphyse tordue en S; sur la face inférieure, beaucoup plus nette que sur le radius de *Crocuta* actuelle, on distingue une longue zone longitudinale d'insertion musculaire qui couvre les deux tiers inférieurs de la diaphyse; elle est particulièrement développée sur LVI-10-3441 et LVI-2-22.

L'extrémité distale est plus gonflée sur la face inférieure que chez le radius de *Crocuta* actuelle; ce détail est en relation avec la plus grande importance des insertions musculaires. J'ai tout d'abord pensé que la force des insertions musculaires était en relation avec le dimorphisme sexuel, mais on n'observe pas de différences entre les radius de *Crocuta* mâles actuels et ceux des femelles; les forts radius de Lunel-Viel sont donc différents de ceux de l'espèce actuelle. Il faut signaler sur LVI-9-1775 de très fortes exostoses d'origine pathologique.

TABLEAU 49. — *Dents de lait inférieures d'Hyènes actuelles (d'après B. Kurten, 1956)*

Espèces	Moyenne	Nombre de dents
Crocuta crocuta crocuta :		
D_2	8,6	4
D_3	13,4	4
D_4	27,8	4
Hyaena hyaena :		
D_2	11,7	9
D_3	14,8	9
D_4	17,0	8
Hyaena brunnea :		
D_2	13,2	2
D_3	16,7	2
D_4	19,5	2

5. — *Cubitus* : trois éléments se rapportent facilement au genre *Crocuta* ce sont : LVI-5-696, LVI-10-3385 et LVI-7-3936 (fig. 42). L'olécrâne est court à crête supérieure unique et à partie inférieure gonflée; la diaphyse est large et aplatie transversalement, elle porte une forte insertion musculaire médiane, sa face antérieure est presque plane et l'extrémité distale est tronquée à l'oblique. L'extrémité distale est arrondie, légèrement convexe. Comme chez la *Crocuta* actuelle, le bord inférieur de la diaphyse est fortement arqué, alors qu'il est presque rectiligne chez *Hyaena* chez laquelle il porte une arête longitudinale saillante sur presque toute la longueur.

6. — *Carpe* : j'ai pu l'étudier principalement sur une patte avant dont les os ont été trouvés en connexion dans la couche 5 (LVI-5-3741); l'ensemble comprenait :

Le scapholunaire, l'unciforme, le magnum, le pisiforme, le pyramidal, le premier et le deuxième trapézoïde ainsi que trois sésamoïdes; à leur suite se trouvaient le deuxième, le troisième, le quatrième et le cinquième métacarpien et une première phalange.

1. Au point de vue métrique la largeur de l'extrémité distale de :
LVI-9-857 est 54,5 mm.
LVI-3-3616 » 53,7 mm.
LVI-2,4-3804 » 51,3 mm.
LVI-9-2291 » 53,7 mm.
LVI-6-2689 » 54,5 mm.
LVI-6-389 et LVI-7-760 sont cassées.

Source : MNHN, Paris

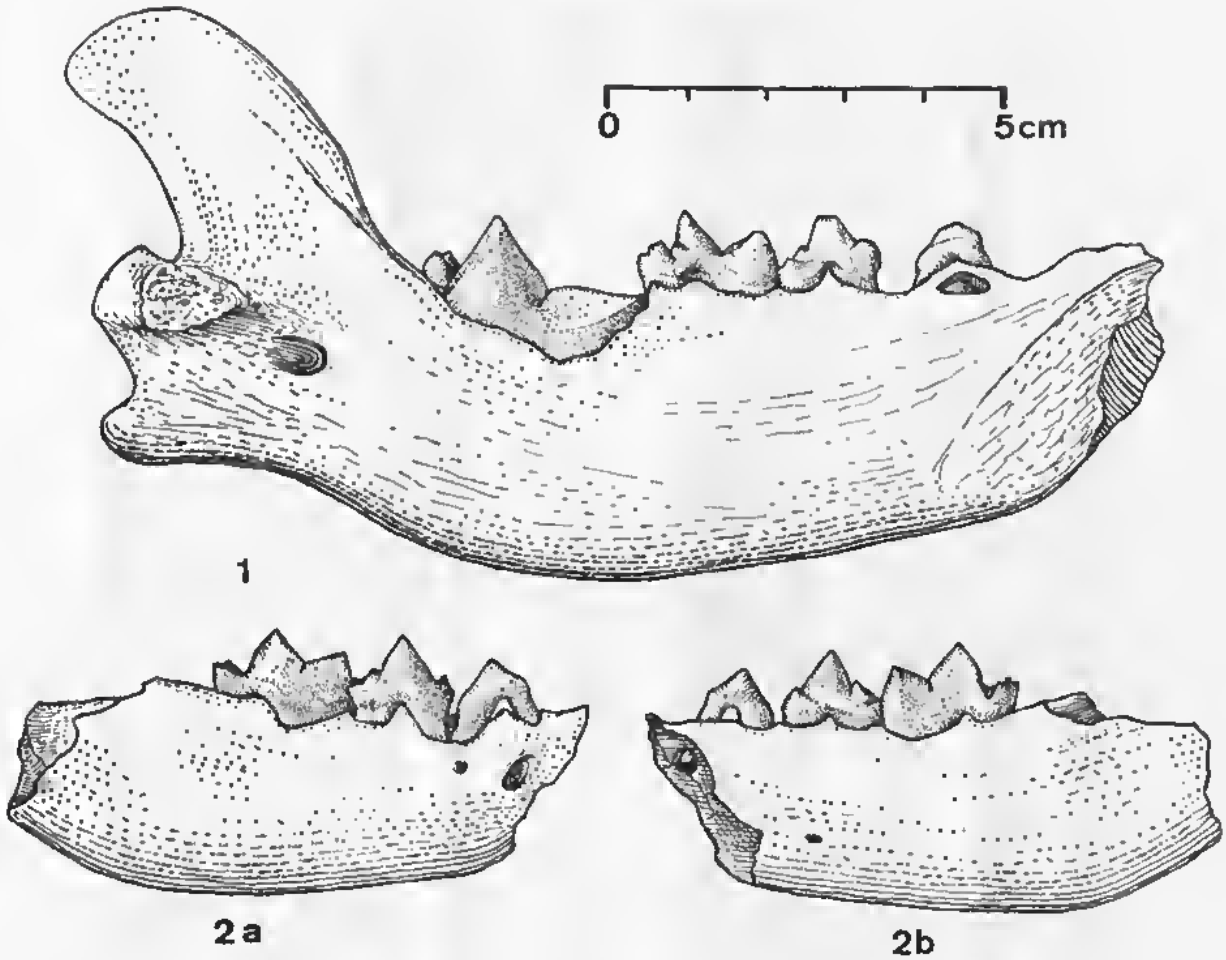


FIG. 40. — Dents de lait de *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel

1. Demi-mandibule gauche, face interne (LVI-9-1246).
2. Fragment de mandibule droite (LVI-9-2792) : 2*a*. face externe; 2*b*. face interne.

TABLEAU 50. — *Dents d'Hyènes actuelles (d'après B. Kurten, 1956)*

Dents	*Hyaena hyaena*	*Hyaena brunnea*	*Crocuta crocuta*
P^3	16,3 (38)	17,2 (18) (1)	14,3 (97)
P^3	20,8 (37)	22,6 (18)	21,1 (97)
P^4	30,0 (39)	34,5 (18)	34 (97)
M^1	20,7 (37)	23,2 (20)	26,6 (95)
P_4	20,4 (38)	22,7 (20)	21,6 (91)
P_3	19,2 (37)	20,2 (19)	19,8 (98)
P_2	14,2 (37)	15,0 (18)	14,4 (96)
Ci	14,5 (6)	16,9 (10)	14,4 (7)

(1) Le premier chiffre est la valeur moyenne obtenue sur le nombre d'exemplaires indiqués entre parenthèses.

Source : MNHN, Paris

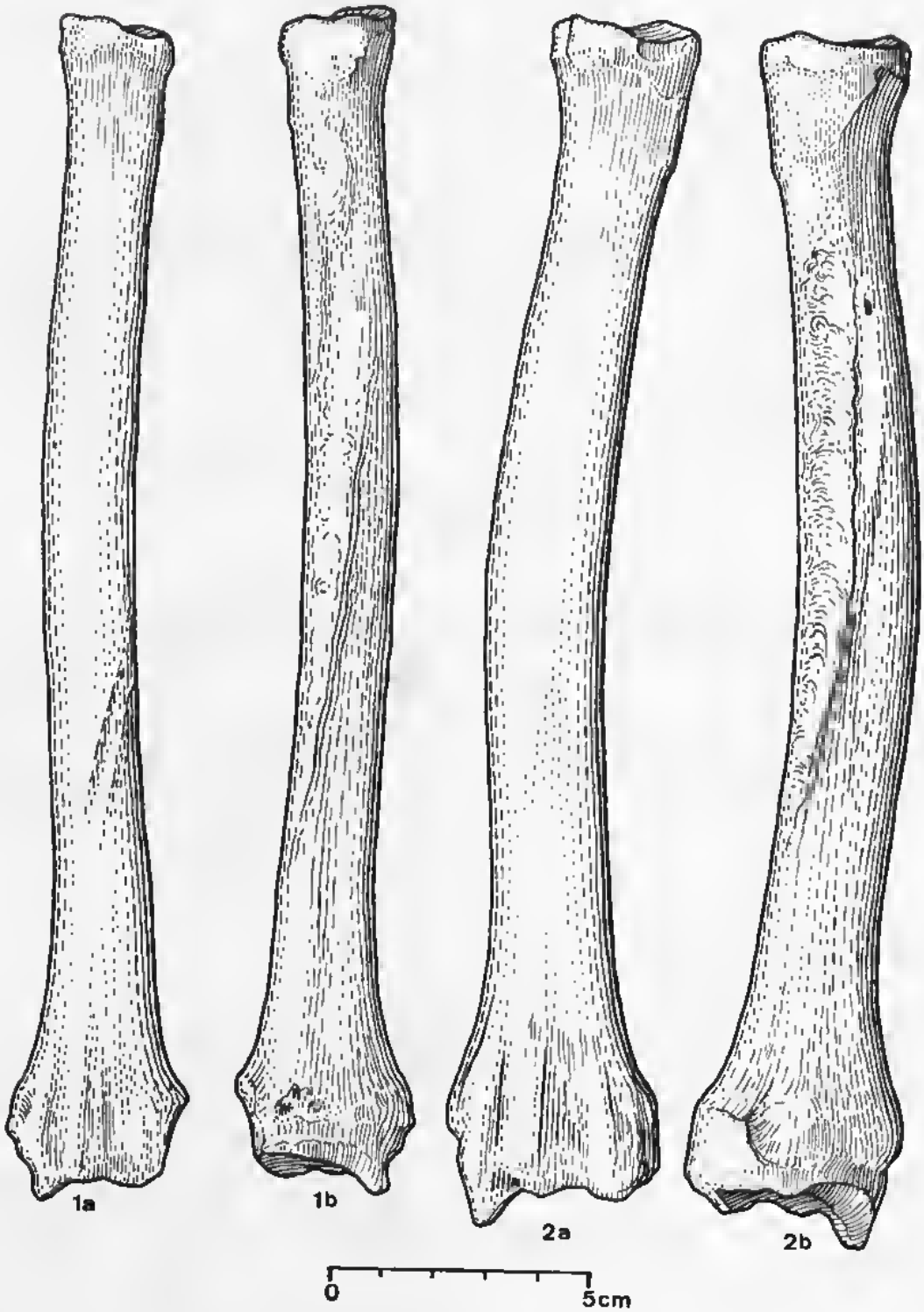


FIG. 41. — Radius d'Hyaenidés, grotte de Lunel-Viel

1. Radius gauche d'*Hyaena prisca* (11-709) : 1*a*, face supérieure; 1*b*, face inférieure.
2. Radius gauche de *Crocuta spelaea intermedia* (10-3441) : 2*a*, face supérieure; 2*b*, face inférieure.

Source : MNHN, Paris

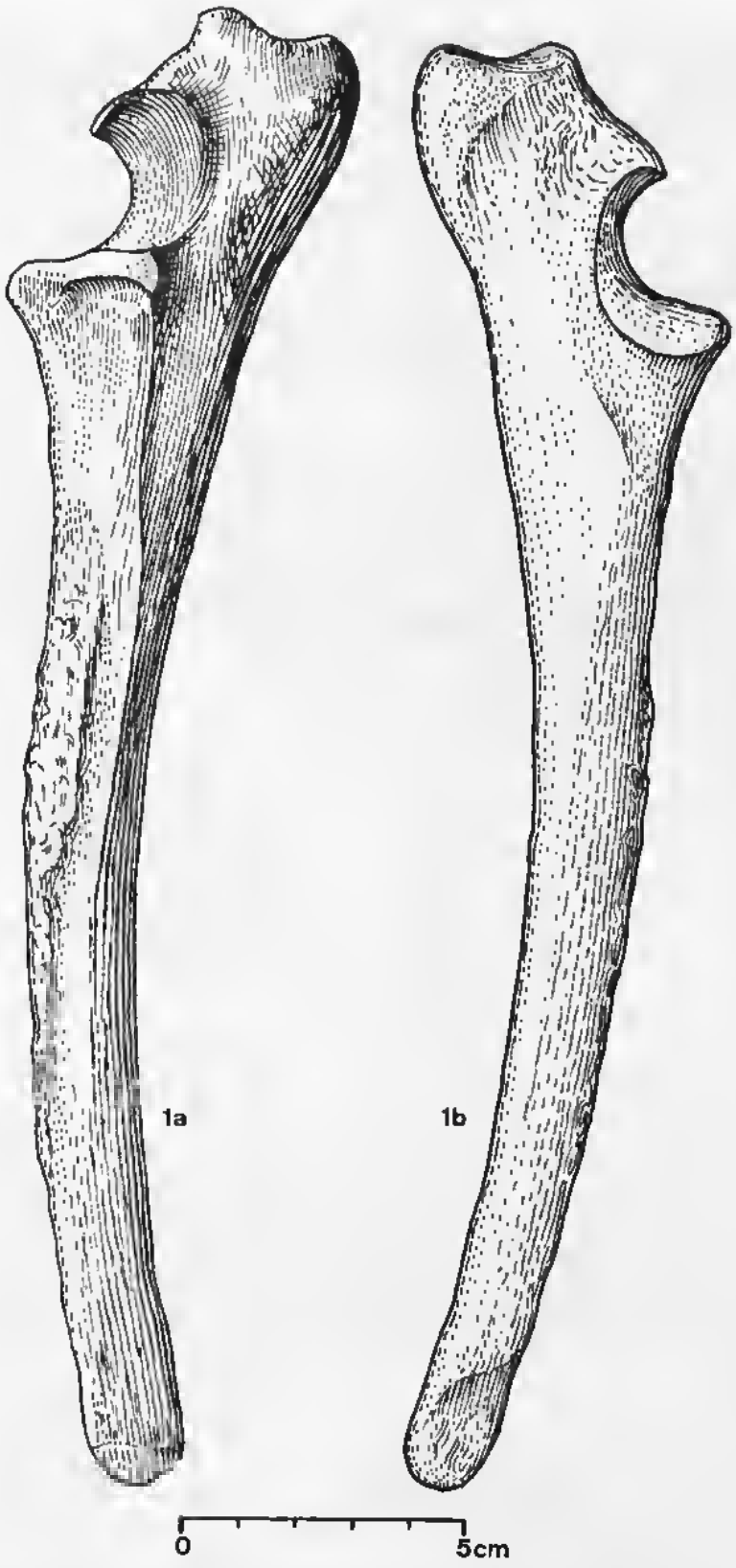


FIG. 42. — Squelette de *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel
Cubitus droit (5-696) : *a* et *b*, profils.

Source : MNHN, Paris

a. Le scapholunaire est un carpien très caractéristique (fig. 46); ici, il est large et massif; la surface supérieure qui porte la face articulaire en relation avec le radius et le cubitus est bombée; elle est au contraire un peu plus plane chez *Hyaena*. Sur la face inférieure les trois facettes articulaires avec l'unciforme, le magnum et les trapézoïdes sont très différentes les unes des autres; la première est oblique et se termine par un repli à angle droit, la seconde est en forme de poulie et le troisième est une surface presque plane avec une légère dépression en son milieu. Sur *Hyaena*, les surfaces articulaires sont beaucoup plus resserrées les unes par rapport aux autres. Un autre scapholunaire (LVI 2-18) est tout à fait comparable à celui qui vient d'être décrit.

Par rapport à la *Crocuta* actuelle, on peut remarquer une réelle différence en comparant les faces supérieures : l'articulation radio-cubitale occupe toute la face supérieure chez le fossile alors que sur l'espèce actuelle, toute la partie latérale gauche est libre de toute connexion articulaire; sur la face inférieure, c'est la surface articulaire, en relation avec le trapèze et le trapézoïde, qui est réduite transversalement; l'arête médiane, qui la sépare de la face articulaire avec le magnum, est réduite chez la *Crocuta* actuelle, à la moitié seulement de la longueur qu'elle occupe sur la *Crocuta* fossile. Sur la *Crocuta* du Quaternaire supérieur, le scapholunaire s'élargit transversalement mais on observe les mêmes différences avec la *Crocuta* actuelle.

b. *L'unciforme :* la facette articulaire inférieure en relation avec le métacarpe est beaucoup plus élargie qu chez la *Crocuta* actuelle.

L'articulation supérieure avec le scapholunaire se fait sur deux plans séparés par une petite paroi perpendiculaire. Sur l'unciforme de la patte 5-3741 et sur 3-4081, la partie postérieure de cette articulation est assez développée, alors que chez la *Crocuta* actuelle elle est plus réduite; on observe la même différence entre l'unciforme de la *Crocuta* actuelle et celui de la *Crocuta* würmienne.

c. *Le pisiforme* est allongé et son allure générale fait songer à un petit métapode; aur la *Crocuta* actuelle il est plus ramassé et plus globuleux et la *Crocuta* du Würmien possède aussi une extrémité distale élargie comme sur l'espèce actuelle.

d. *Le pyramidal* est d'une forme générale triangulaire et à bord mousses; c'est la face inférieure qui est plus développée sur l'Hyène de Lunel-Viel que aur l'espèce actuelle.

TABLEAU 51. — *Os longs de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	4-3263	2-39	10-3441	9-1775	6-1244	9-1404	2-22
Radius :							
Longueur totale	219,8	222,8	227,2	235 env.	–	–	–
Largeur médiane	22,5	23,9	23,5	27,0	23,4	22,2	22,1
Largeur maximum de l'extrémité distale	40,9	41,8	40,0	43,1	–	–	–
Largeur de l'extrémité proximale.	29,8	29,6	28,5	32,5	29,5	28,5	28,5

Largeur médiane de 9-2668 : 23,4.

	10-3385	7-3936	5-695	9-1402	9-2543
Cubitus (1) :					
Longueur totale	261 env.	–	250	–	–
Largeur maximale prise tranversalement à l'articulation radiale	44,2	45 env.	43,5	44,5	45,5

Fémur :

LVV-10086 : Longueur totale : 250 mm.
Largeur extrémité proximale : 57,7 mm.
Largeur extrémité distale : 48,2 mm.
Largeur médiane : 21,3 mm.

(1) Je n'ai pas joint à ce tableau LVI-9-1797 qui est un cubitus complet car il provient probablement d'un animal âgé et présente des déformations osseuses et des exostoses très importantes.

Source : MNHN, Paris

e. *Le magnum :* sa position coincée entre l'unciforme et le trapézoïde explique son aplatissement transversal. La surface supérieure en relation avec le scapholunaire est oblique par rapport au corps de l'os et penche vers l'avant; ceci est très atténué chez l'animal würmien qui présente un magnum un peu plus ramassé que celui de Lunel-Viel mais moins cependant que celui de l'animal actuel. La grosse différence avec l'animal actuel vient du développement de la partie postérieure de l'os qui emboîte mieux le métacarpe chez le fossile (fig. 43).

f. *Le trapèze* et le trapézoïde (LVV-5-3741) ne présentent pas de détail particulier.

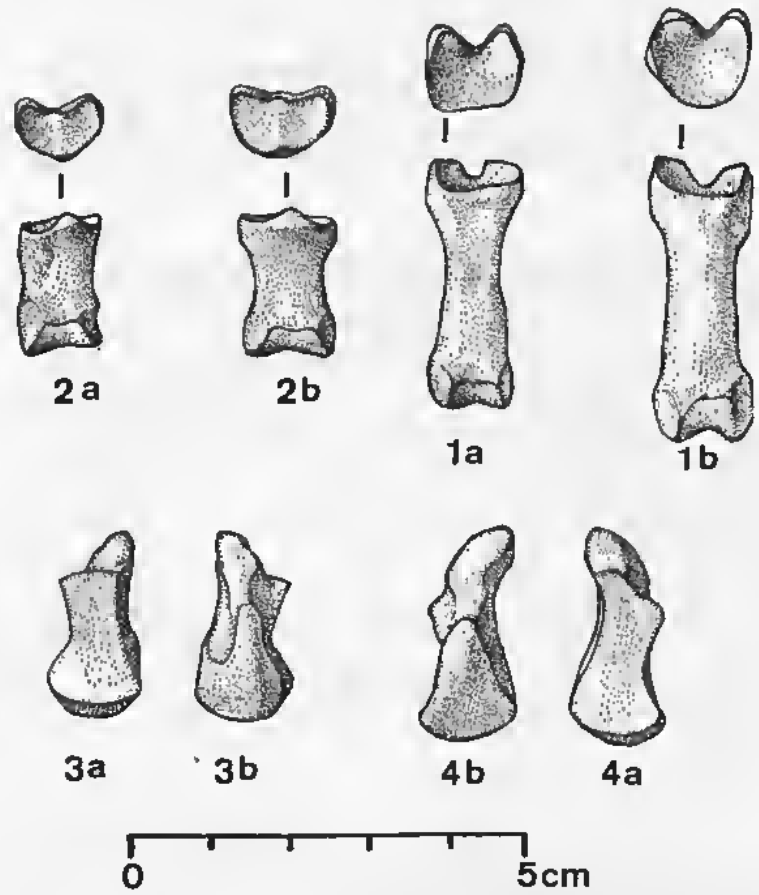


FIG. 43. — Squelette d'Hyaenidés

1. Première phalange d'Hyaenidés : 1*a*. *Hyaena prisca*, face antérieure et extrémité proximale (LVV-Limons rouges, 10005); 1*b*. *Crocuta spelaea intermedia*, face antérieure et extrémité proximale (5-3741). Grotte de Lunel-Viel.
2. Deuxième phalange d'Hyaenidés : 2*a*. *Hyaena prisca* (LVV-Limons rouges, 10023) face antérieure et extrémité proximale; 2*b*. *Crocuta spelaea intermedia* (4-3859), face antérieure et extrémité proximale. Grotte de Lunel-Viel.
3. Magnum d'Hyaenidés : 3*a*. *Hyaena striata* actuelle (n° 905), face supérieure; 3*b*. le même, face inférieure.
4*a*. *Crocuta spelaea intermedia* (5-3742), face inférieure, 4*b*. le même, face supérieure. Grotte de Lunel-Viel.

7. — Trois fragments de *bassin* (6-366, 9-995, 9-221) présentent une largeur et une hauteur tout à fait comparable à ce que l'on observe chez *Crocuta*.

8. — Le seul *fémur* de Crocuta est incomplet et porte une tête fémorale nette et bien individualisée, et un petit trochanter saillant. La diaphyse est incomplète et assez courbe comme chez la *Crocuta* actuelle; sa section transversale est presque subcirculaire.

9. — *Une rotule* (LVI-4-488) est allongée longitudinalement; elle est très épaisse dans sa partie supérieure et s'amincit dans sa partie inférieure. La surface articulaire qui occupe la face postérieure est arrondie, de forme légèrement convexe et rejetée du côté externe; sur la face antérieure, la surface est asymétrique, rejetée du côté interne.

Source : MNHN, Paris

10. — *Les tibias* comme les fémurs sont mal représentés et un seul est complet (LVI-2-8) [fig. 45]. Il est particulièrement court et mesure 188,8 mm de longueur totale. Il est très trapu et sa diaphyse mesure 19,5 mm de largeur.

Le plateau tibial donne naissance à une forte crête tibiale, l'extrémité distale s'élargit par rapport à la diaphyse et mesure 36,5 mm; 36,7 mm sur LVI-6-583, 39,1 mm sur LVI-2-99 et 36,4 mm sur LVI-10-3444.

11. — Il n'y a aucun *tarsien* trouvé en connexion :

a. Six *astragales* proviennent de la grotte principale; la poulie astragalienne est large et peu profonde (fig. 46) elle se prolonge dans son angle interne par un col large et une tête articulaire assez globuleuse.

Sur la face inférieure, les facettes articulaires avec le calcanéum sont planes; la facette interne est allongée dans le sens de l'axe de l'os et la facette externe est à peu près dans le même plan. On trouve sur l'astragale de la *Crocuta* würmienne la même disposition que sur la *Crocuta* de Lunel-Viel.

b. Le *calcanéum* est caractérisé par son aspect massif et la position oblique de la facette cuboïdienne qui tronque l'axe longitudinal de l'os (fig. 46). Le corps du calcanéum est large et fortement aplati dorso-ventralement.

c. Il y a trois *cuboïdes* : LVI-5-3755, LVI-8-816 et LVI-9-2501; c'est un os presque carré et la facette calcanéenne occupe toute la surface supérieure. La face inférieure porte deux facettes, en relation avec les métatarsiens, presque parallèles l'une à l'autre.

TABLEAU 52. — *Tarsiens de* Crocuta spelaea intermedia *(grotte de Lunel-Viel)*

Astragales

Mesures	9-2104	9-1966	3-2197	5-455	5-377	9-2405
Hauteur maxima de l'astragale.....	35,9	34,8	36,0	37,9	37,9	35,6
Largeur transversale au niveau de la poulie.....	23,5	22,5	22,0	25,0	24,8	22,6

Calcanéums

Mesures	LVI-4-3107	LVI-9-2419	LVI-9-2508
Hauteur totale	62,7	61,5	61,3
Largeur transversale au niveau des facettes astragaliennes.....	24,8	24,1	24,0

12. — Les *métapodes* sont massifs et leur diaphyse est large (Tabl. 55, fig. 44). A longueur égale, les métapodes d'*Hyaena* se distinguent par leur plus grande sveltesse et donc une largeur médiane plus faible.

Chez la *Crocuta* actuelle, les métapodes ont une longueur comparable à celle de la *Crocuta* fossile de Lunel-Viel, la largeur est plus faible et surtout l'épaisseur est moindre.

13. — On retrouve ces mêmes caractères sur les *phalanges*. Elles sont larges, assez lourdes, et ressemblent beaucoup mais en plus fort, à celles de l'Hyène tachetée actuelle.

Les premières phalanges ont leur face articulaire proximale arrondie et largement concave (fig. 43); leur face inférieure est peu arquée et presque plane. Les secondes phalanges sont plus courtes, beaucoup moins massives et aplaties dorso-ventralement au milieu de la diaphyse, plus du côté interne que du côté externe (fig. 43).

D. Principaux caractères de la *Crocuta* de Lunel-Viel

La forme archaïque de Lunel-Viel qui est de taille inférieure à l'Hyène des cavernes würmiennes, paraît du point de vue dimension être plus proche de l'Hyène tachetée actuelle. C'est l'opinion qu'exprime Sörgel (1936) en étudiant et en décrivant la *Crocuta* de Süssenborn, c'est aussi celle de C. Arambourg (1958)

Source : MNHN, Paris

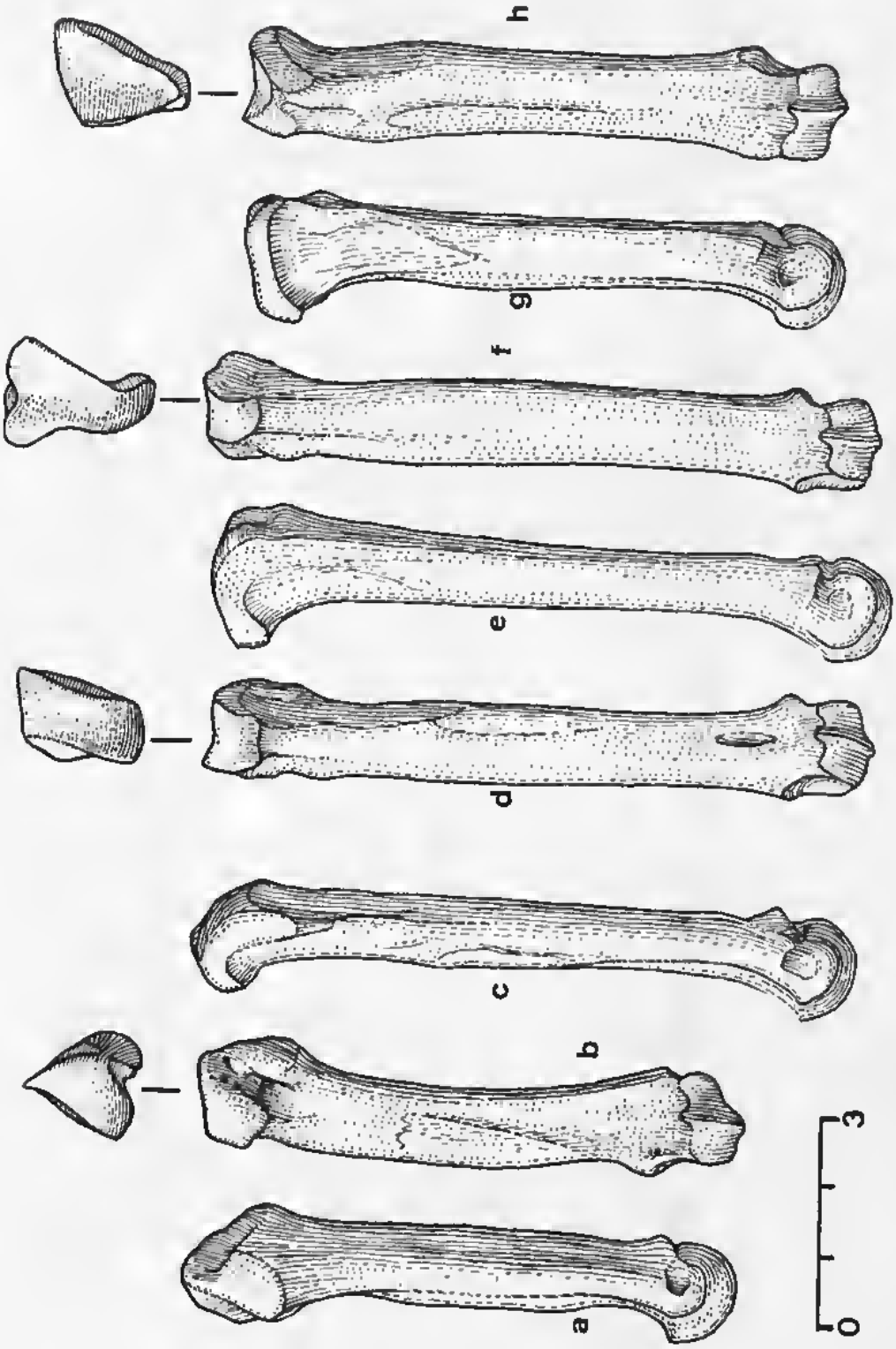


FIG. 44

Crocuta spelaea intermedia, métacarpiens droits trouvés en connexion (5-3741): *a*. 5e métacarpien, profil; *b*. 5e métacarpien, face postérieure et extrémité proximale; *c*. 4e métacarpien, profil; *d*. le même face postérieure et extrémité proximale; *e*. 3e métacarpien, profil; *f*. le même, face postérieure et extrémité proximale; *g*. 2e métacarpien, profil; *h*. le même, face postérieure et extrémité proximale. Grotte de Lunel-Viel.

Source : MNHN, Paris

devant le matériel de Fontéchevade. Pour ma part, je pense que c'est au contraire à ce stade que l'espèce fossile se distingue le mieux de l'Hyène tachetée actuelle; déjà engagée sur la voie spéléenne par son squelette lourd, ses prémolaires et ses canines massives, sa dentition épaisse, l'animal de Lunel-Viel porte encore des caractères archaïques bien nets (fréquence du métaconide de la carnassière inférieure [1], symétrie des deux lobes de celle-ci, différence importante entre la largeur de la P_4 et celle de la M_1) que l'on ne retrouve pas sur l'espèce actuelle (tableau 50).

TABLEAU 53. — *Métapodes isolés de* Crocuta spelaea intermedia (*grotte de Lunel-Viel*)

Numéros	Longueur totale	Largeur médiane
M2 :		
5 – 1371	85,5	13,6
M3 :		
5 – 695	92,8	12,0
5 – 3478	91,8	10,8
5 – 3741	97,0	11,9
6 – 332	91,5	11,1
9 – 613	98,1	11,5
10 – 3782	91,7	11,5
M4 :		
5 – 358	88,7	12,0
5 – 3741	94,5	11,3
M5 :		
3 – 4104	75,0	10,2
5 – 3741	78,2	11,3
10 – 3442	79,1	10,1
P2 :		
9 – 1040	80,8	12,0
9 – 2563	77,7	11,2
9 – 2771	78,4	11,0
3 – 3231	76,5	12,1
P3 :		
4 – 470	89,8	10,7
9 – 1629	88,4	11,1
9 – 2030	86,4	11,1
9 – 2625	86,8	10,9
P4 :		
7 – 3937	85,8	12,0
9 – 2321	84,5	10,3
9 – 2431	83,8	–
P5 :		
5 – 598	68,2	8,7
5 – 1735	68,6	8,0
5 – 3792	72,9	9,1
9 – 2420	71,4	8,5
9 – 2431	72,1	–

1. Sur *Crocuta crocuta* actuelle, B. Kurten (1956) constate la présence du métaconide sur 17 % des carnassières inférieures.

Source : MNHN, Paris

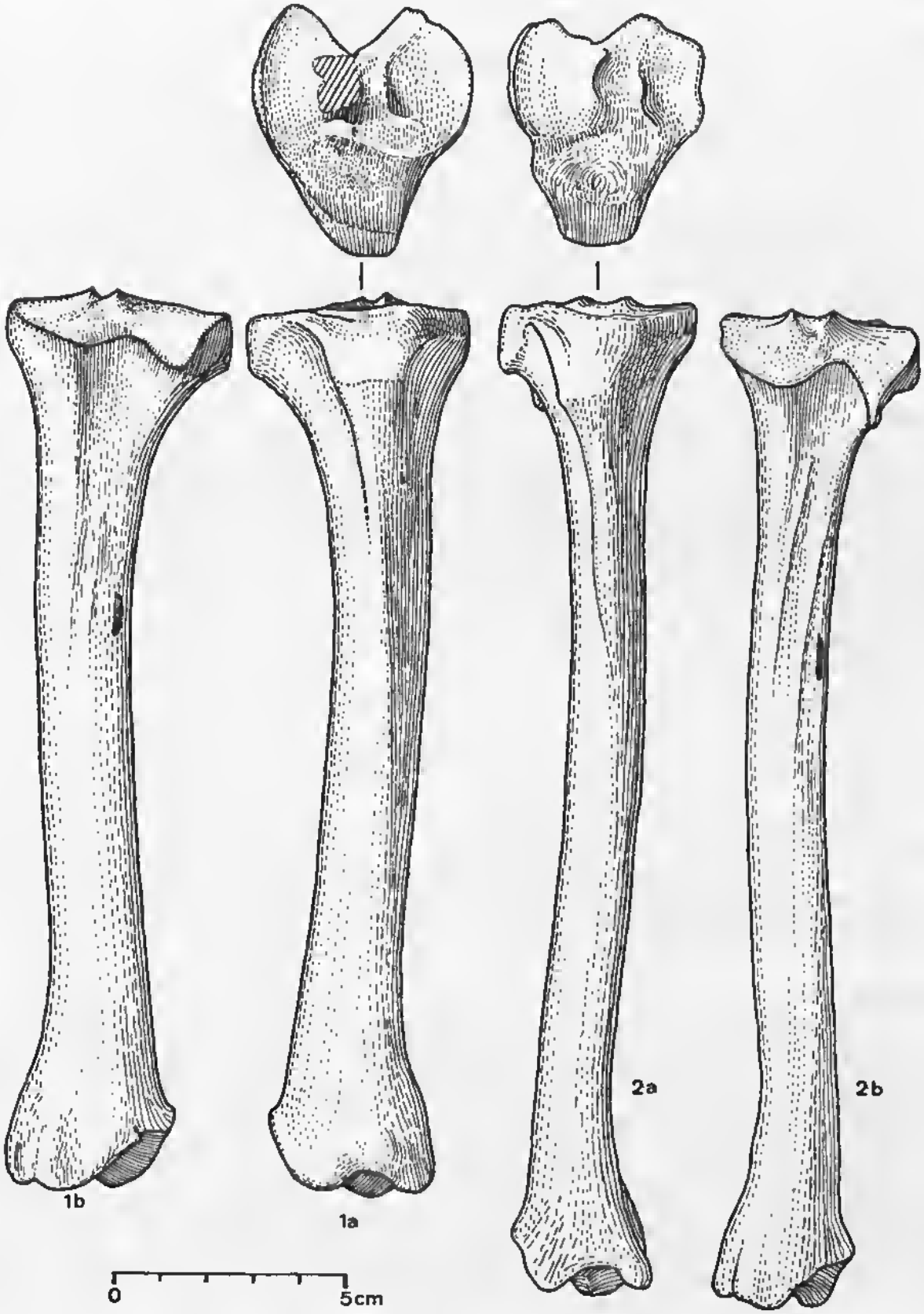


FIG. 45. — Squelette d'Hyaenidés. Grotte de Lunel-Viel

1. *Crocuta spelaea intermedia*. Tibia droit (2-8) : 1*a*. face supérieure et extrémité proximale; 1*b*. face inférieure.
2. Tibia droit d'*Hyaena prisca* (LVV—Limons rouges, 10050) : 2*a*. face supérieure et extrémité proximale; 2*b*. face inférieure.

Source : MNHN, Paris

E. Comparaisons

1. *Allemagne.*

a. Le gisement de *Süssenborn* a fourni à côté d'une P_4 de forte taille attribuée par Söergel (1936) à *Crocuta brevirostris*, quelques restes d'Hyènes des cavernes que l'on peut considérer comme les plus anciens d'Europe.

Il s'agit d'une M_1 et d'un fragment de P^4; la M_1 ne présente pas de métaconide mais l'auteur pense qu'il a été sbrasé par l'usure. La réduction du talonide et la petite taille de la dent (28,1 mm) permettent d'attribuer cette carnassière au genre *Crocuta*; ces mêmes caractères, selon Söergel, la rapprochent plus de l'Hyène tachetée africaine actuelle que de l'Hyène des cavernes, aussi décrit-il l'Hyène de Süssenborn sous le nom de *Crocuta* aff. *Crocuta*. Depuis, la plupart des auteurs la considère comme appartenant plutôt à la forme archaïque d'Hyène des cavernes et nous pouvons constater qu'elle ne serait pas déplacée dans la population de *Crocuta* de Lunel-Viel.

b. *Lindental* : un autre gisement allemand a fourni des restes plus abondants d'Hyènes des cavernes archaïques : la caverne de Lindental, en Thuringe, d'âge Rissien. Söergel (1937) a pu établir, grâce à un certain nombre de dents isolées, que la présence du métaconide de la carnassière inférieure était plus fréquente dans les gisements ante-würmiens comme Lindental; en effet sur 13 carnassières inférieures, 38,4 % présentent un métaconide fort, et 23,1 % un métaconide faible ou usé. L'Hyène de Lindental est moins spécialisée que l'Hyène des cavernes typique et présente 1,8 mm de différence entre la longueur du lobe antérieur et celle du lobe postérieur de la carnassière inférieure; cette différence atteint 3,4 mm sur l'Hyène würmienne, alors qu'elle est de 1,8 mm aussi dans les couches inférieures de Lunel-Viel et 2,0 mm dans les couches supérieures. L'asymétrie des deux lobes de la carnassière inférieure s'accentue donc durant le Quaternaire supérieur. L'Hyène rissienne de Lindental est selon Söergel « eine direkte Vorfahrenform der jungdiluvialen Höhlenhyäne, also eine etwas ältere Mutation zu sehen » (un ancêtre direct de l'Hyène des cavernes du diluvium récent, que l'on doit par conséquent considérer comme une mutation plus ancienne).

2. En *Angleterre*, les restes d'Hyènes des cavernes archaïques sont rares;

a. Une carnassière supérieure, qui provient du *Red Crag*, est rapportable, selon Weithofer (1889), au genre *Crocuta*. La réduction du métacône de cette dent fait penser qu'il s'agit peut-être de la forme *intermedia*.

b. Plus abondants, sont les restes d'Hyènes dans les *cavernes du Kent* décrits dès 1877 par Dawkins et Sandford comme *Hyaena intermedia*.

Le pourcentage des carnassières inférieures avec un métaconide est de 46 %. Les moyennes des longueurs dentaires d'après Kurten (1952), sont pour P^2 : 17,9 mm sur 18 dents; P^3 : 24,8 mm sur 37 dents; P^4 : 40,8 mm sur 39 dents; M_1 : 32,6 mm sur 41 dents; P_4 : 24,2 mm sur 52 dents; P_3 : 22,6 mm sur 53 dents; P_2 : 16,5 mm sur 45 dents et la canine inférieure : 16,6 mm sur 18 dents [1].

3. En *France* aussi, quelques rares gisements ont donné des restes d'Hyènes des cavernes archaïques :

a. La base des limons de la coupe de la loessière Sundhausen à *Achenheim* a livré à P. Wernert (1957) un fragment de mandibule gauche qui porte M_1, P_4 et un fragment de P_3. La carnassière inférieure d'Achenheim présente un métaconide comme certaines carnassières de Lunel-Viel et de Lindental; la différence de longueur entre la paraconide et le protoconide est faible : 0,9 mm; autant de traits qui permettent de la classer dans la sous-espèce *intermedia*.

b. A *Châtillon-Saint-Jean*, C. Chauviré (1962) décrit des restes d'Hyènes des cavernes archaïques dont trois carnassières sur 8 ont un métaconide (c'est-à-dire environ le tiers de la population); la carnassière inférieure présente, comme celle de l'Hyène de Lindental et celle de Lunel-Viel, 1,8 mm de différence de longueur entre ses deux lobes. Au point de vue métrique, l'Hyène de Châtillon-Saint-Jean est plus petite que l'Hyène des cavernes et assez comparable à l'Hyène tachetée actuelle, mais la robustesse du squelette de certains individus (CSJ FW-3, par exemple) marque déjà une nette tendance spéléenne. La faune de Châtil-

1. Par contre, la robuste canine d'Hyène trouvée à Sidestrand dans le Norfolk serait attribuable à *Crocuta robusta — brevirostris* d'après Freudenberg (1914).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 54. — Crocuta spelaea intermedia *de divers gisements d'Europe*

Mesures	Lunel-Viel		Châtillon-Saint-Jean (C. Chauviré 1962)		Achenheim (Wernet, 1957)	Lindental (Söergel, 1937)		*Crocuta crocuta* actuelle (Söergel, 1937)	
	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne		Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
Carnassière inférieure									
Longueur totale	25,3–33,2	29,4[1] (27)[1]	29,6–33,7	31,4	31,7	30,9–33,5	31,9 (11)	25,8–31,4	27,8 (27)
Longueur du lobe antérieur	12,9–14,8	13,6 (21)	12,6–15,5	14,2	13,4	14,7–16,2	15,3 (10)	12,4–15,8	13,7 (26)
Longueur du lobe postérieur	10,8–13,3	11,7 (21)	11,7–13,8	12,3	12,5	12,2–14,5	13,5 (11)	9,1–13,2	11,1 (27)
Plus grande largeur du lobe antérieur	11,2–13,8	12,6 (27)	–	–	13,2	13,2–14,0	13,6 (9)	10,1–12,8	11,4 (26)
P_4									
Longueur totale	20,6–24,2	22,3 (27)	–	–	–	23,0–26,3	24,2 (14)	19,0–25,3	22,3 (27)
Plus grande largeur	12,7–15,2	13,9 (27)	–	–	–	13,2–16	14,5 (14)	10,9–14,4	12,3 (27)
P^4									
Longueur totale	34,5–39,5	37,1 (25)	39,7–43,5	41,3	–	37,7–40,1	38,2 (5)	33,7–39,2	36,0 (23)

1. Nombre d'éléments mesurés.

0 564019 6

Source : MNHN, Paris

lon-Saint-Jean est datée assez précisément de l'interstade Riss I-Riss II; par rapport à l'Hyène de Lunel-Viel, l'Hyène de Châtillon-Saint-Jean présente quelques caractères progressifs : une taille un peu plus forte et une diminution du pourcentage des carnassières inférieures à métaconide; par contre l'asymétrie peu accentuée des deux lobes de la carnassière inférieure est comparable à ce que j'ai pu observer à Lunel-Viel.

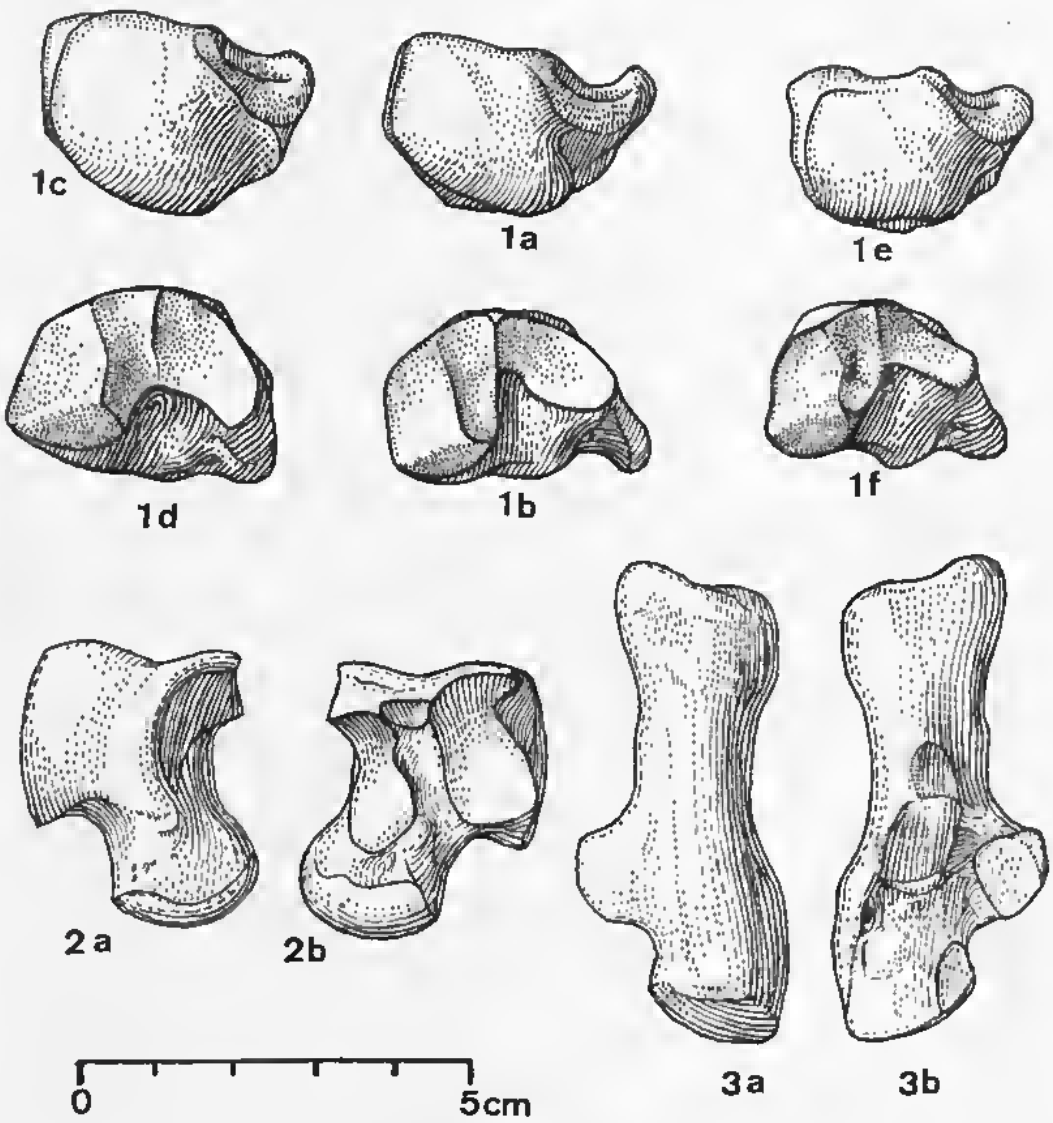


FIG. 46. — Squelette d'Hyaenidés

1. Scapholunaires droits d'Hyaenidés : 1*a*. *Hyaena striata* actuelle (D-905), face supérieure; 1*b*. le même face inférieure; 1*c*. *Crocuta spelaea intermedia* (LVI-5-3741), face supérieure. 1*d*. le même face inférieure; 1*e*. *Hyaena prisca* (LVV-limons rouges, 10045), face supérieure; 1*f*. le même face inférieure.
2. Astragale droit de *Crocuta spelaea intermedia* (9-1666) : 2*a*. face antérieure; 2*b*. face postérieure, grotte de Lunel-Viel.
3. Calcanéum droit de *Crocuta spelaea intermedia* (9-2508). 3*a*. face postérieure; 3*b*. face antérieure, grotte de Lunel-Viel.

c. Le gisement de *Fontéchevade*, dont une partie est aussi antéwürmienne, a fourni un crâne de *Crocuta* qui présente certaines caractéristiques que l'on retrouve sur ceux de Lunel-Viel : sa longueur totale est de 301 mm (à Châtillon-Saint-Jean 290 mm et à Lunel-Viel entre 250 et 280 mm). La longueur P_1-P_4 mesure 85 mm à Fontéchevade ce qui serait à la limite supérieure de variation (85 mm) de l'Hyène de Lunel-Viel et

Source : MNHN, Paris

un peu plus faible qu'à Châtillon-Saint-Jean (89 mm). La carnassière supérieure mesure 37,5 mm ce qui représenterait une valeur moyenne à Lunel-Viel (de 35,8 à 39,5 mm) mais serait parmi les plus petites à Châtillon-Saint-Jean (valeur moyenne : 41,3 mm).

Le squelette de Fontéchevade dénote des animaux plus robustes que l'Hyène tachetée actuelle et assez comparable à ceux de Lunel-Viel : le radius mesure 240 mm (235 mm maximum à Lunel-Viel), le cubitus : 267 mm (261 mm à Lunel-Viel).

La population de Lunel-Viel ne représente donc pas des éléments isolés en France ou en Europe mais c'est elle qui a laissé à ce jour les restes les plus abondants relatifs à la forme archaïque d'Hyène des cavernes.

d. *Grotte du Prince :* Même dans le Sud-Est, il est très probable que l'on ait trouvé d'autres restes de la sous-espèce *intermedia;* l'étude des Hyaenidés de la grotte du Prince à Grimaldi permet en effet de discerner deux groupes : l'un, qui est rapportable à *C. spelaea,* est constitué par de gros animaux; l'autre est représenté par trois petites carnassières. Dans le premier groupe, j'ai rangé par exemple deux carnassières inférieures, le n° 1283 (niveau A, 33 mm de longueur) et le n° 1253 (niveau D, 34 mm de longueur). Dans le second groupe, la carnassière n° 1281 (niveau D) mesure 28,5 mm, sans métaconide, le n° 1282 (niveau D) 29 mm avec un métaconide et le n° 1284 (niveau C) 28 mm avec un métaconide très faible. Or, il est très probable que les grottes de Grimaldi aient fourni un matériel hétérogène, dont une partie proviendrait de niveaux anté-würmiens. La présence de restes de *Crocuta spelaea intermedia* ne fait que confirmer cette hypothèse.

e. La *grotte de Mars* à Vence, a aussi fourni des restes d'Hyène des cavernes; une partie du matériel est déposée à l'Institut de Paléontologie Humaine. Il s'agit d'un crâne en mauvais état avec la P^4 qui mesure 39,5 mm × 21,2 mm, la P^3 (25,0 × 19,5 mm) et la P^2 (17,2 mm × 13,2 mm). La P^3 représente 63 % et la P^2 43 % de la longueur de la carnassière supérieure.

La mandibule porte une carnassière inférieure sans métaconide qui mesure 31,5 mm de longueur et 14,3 mm de largeur; les deux lobes de la carnassière présentent 3 mm de différence ce qui est largement supérieur à ce que l'on a vu sur les carnassières de Lunel-Viel, d'Achenheim ou de Lindental et se rapproche de la valeur moyenne donnée par les carnassières inférieures de *Crocuta spelaea.* La P_4 mesure 23,5 mm × 14,9 mm, la P_3 22,6 mm × 16,7 mm, la P_2 16,4 mm × 12,1 mm. Les largeurs des dents sont supérieures à toutes celles que nous avons pu observer sur le matériel anté-würmien du Sud-Est. Parmi les os du squelette, un fémur complet mesure 244 mm ce qui est comparable aux valeurs observées à Lunel-Viel mais les extrémités sont un peu plus fortes : l'extrémité distale mesure 50,5 mm et l'extrémité proximale 59,5 mm. Deux extrémités distales d'humérus mesurent respectivement 52,3 mm et 55,2 mm; une extrémité distale de radius : 42,8 mm. Un astragale est plus fort et atteint 38,6 mm.

Par l'absence de caractères archaïques, la tendance nettement spéléenne de sa dentition et la robustesse de son squelette, l'Hyène de Mars représente un excellent intermédiaire entre l'Hyène des cavernes du Quaternaire moyen de Lunel-Viel et celle du Quaternaire supérieur.

CROCUTA SPELAEA Goldfuss, 1832

Tableau 55.

A. Évolution de l'Hyène des cavernes au Würmien dans le Sud-Est de la France

Là encore, c'est l'ensemble des grottes du Gardon qui nous donne le meilleur aperçu sur l'Hyène des cavernes würmienne; les restes connus proviennent de la grotte de Pondres, de la Baume-Longue, de la Calmette, de Campefiel et de la Balauzière. J'ai ajouté une mandibule de la grotte de Rigabe (n° 146) provenant de G', couche datée du début du Würm I [1]. En groupant toutes ces données, on peut observer les variations métriques suivantes : la longueur de la carnassière supérieure varie entre 37,2 mm et 43,1 mm (valeur moyenne : 40,2 mm), la carnassière inférieure varie entre 29 et 34 mm, ce qui représente une valeur moyenne de 31,4 mm. On peut donc observer, par rapport à la popu-

1. La grotte de l'Observatoire à Monaco a aussi fourni quelques restes d'Hyènes des cavernes que j'ai pu étudier.
Il y a deux carnassières inférieures qui mesurent respectivement 28,8 mm (n° 1774) et 31,2 mm (n° 1776) et deux carnassières supérieures : 39,8 mm (n° 1779) et 39 mm (n° 1770). Ce matériel bien que très pauvre paraît se rapporter d'après la taille des dents à la *Crocuta spelaea* typique.

Source : MNHN, Paris

lation de Lunel-Viel, un décalage vers le haut lié à la présence de carnassières supérieures qui atteignent 43,1 mm au lieu de 39,5 mm et à des valeurs inférieures plus fortes : 37,2 mm au lieu de 34,5 mm à Lunel-Viel. Il en est de même pour la carnassière inférieure, chez laquelle cet accroissement de la longueur est dû à une hypertrophie du lobe antérieur.

La longueur de la rangée dentaire inférieure aussi est plus forte au Würm puisqu'elle atteint 90 mm [1].

Dans les rapports dentaires, on peut voir que la longueur relative de la P_1 n'a pas changé, par contre celles de P_2 et de P_3 ont tendance à augmenter. La différence de largeur entre la carnassière inférieure et la prémolaire qui la précède s'atténue et devient inférieure à 1,4 mm : à la Baume Longue, cette différence est de 1,4-1,2-1,0-0,8-0,8 mm; à la Balauzière 0,8 mm; ceci donne une valeur moyenne de l'ordre de 0,9 mm alors qu'elle atteint 1,4 mm sur les *Crocuta* de Lunel-Viel. Sur la mandibule de Rigabe, l'asymétrie entre le paraconide (13,9 mm) et le protoconide (10,9 m) de la carnassière inférieure est très nette et se traduit par une différence de 3 mm. On peut observer le même phénomène sur les prémolaires antérieures; sur la P_4 comme sur la P_2 la partie postérieure de la dent, en arrière du protoconide, s'élargit considérablement et la largeur antérieure mesurée transversalement au protoconide est plus faible que la largeur postérieure prise transversalement au métastylide. Ceci est un peu moins visible sur la P_3. Cette forme triangulaire des prémolaires de la *Crocuta* würmienne s'oppose à la forme plus tranchante et plus félinoïde des prémolaires de *Crocuta* du Quaternaire moyen; nous avons la preuve d'une évolution relativement rapide tendant vers une adaptation de plus en plus stricte au concassage des os.

Sur le squelette, on peut aussi observer quelques différences : l'extrémité distale de l'humérus mesure 57 mm à Pondres, 59 mm à Campefiel (54,5 mm maximum à Lunel-Viel); les extrémités proximale (37 mm) et distale (49 mm) des radius de la Baume-Longue dénotent aussi une bête plus vigoureuse qu'à Lunel-Viel (respectivement 32,5 mm et 43,1 mm). On peut faire les mêmes remarques sur les fémurs : à Campefiel, un fémur mesure 265 mm de longueur contre 250 mm à Lunel-Viel; l'extrémité inférieure 53 mm contre 48,2 mm à Lunel-Viel. Parmi les os du tarse, un calcaneum de Campefiel mesure 67 mm contre 62,7 mm au maximum sur l'Hyène de Lunel-Viel, un astragale de la Sartanette 40 mm, 37,9 mm sur LVI-5-377. En conclusion, le squelette indique une bête plus puissante au Würmien qu'au Mindel-Riss.

Cette robustesse est encore plus visible sur l'Hyène des cavernes d'Europe moyenne qui a atteint une taille beaucoup plus forte que celle des régions périméditerranéennes. Comme le montre d'ailleurs cette étude, l'Hyène des cavernes est un élément constant de la faune würmienne du Midi de la France; néanmoins elle n'a jamais été très abondante.

B. Relations entre les différentes populations de *Crocuta* du Quaternaire moyen et supérieur et de la période actuelle

Il n'est pas question en face d'une série aussi continue depuis le Mindel-Riss jusqu'au Würm de poser une barrière spécifique, d'autant plus qu'elle couvre une période géologique relativement courte et qu'il n'y a pas de changements morphologiques marquants.

La répartition des carnassières inférieures de *Crocuta spelaea intermedia* montre que cette sous-espèce se groupe avec le nuage de *Crocuta spelaea* donné par B. Kurten (1956), sur la même courbe (fig. 34).

Cependant il faut bien constater que la forme du Quaternaire moyen et celle du Quaternaire supérieur se distinguent l'une de l'autre et qu'elles sont de bons fossiles directeurs; il me paraît donc important de ne

1. Longueur des carnassières isolées (d'après M. Paulus, 1946) :

	Carnassières inférieures	Carnassières supérieures.
Baume-Longue.....	41 × 22	29,9 × 13,4
	41,4 × 22	30,5 × 13,5
	42,5 × 23,5	31,2 × 13
		32 × 13
La Balauzière.....	41,5 × 23,5	29 × 13,8
	40 × 21,5	32 × 14,8
		34 × 14,2
Campefield.....	40 × 19,1	
	38 × 21,2	
	38 × 20	
Sartanette.....	37,2 × 19	
	39,5 × —	
Rigabe.....	30,7 × 13,5	

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 55. — Crocuta spelaea *würmienne du Sud-Est de la France*

Mesures	Grotte de Pondres (M. PAULUS 1946)	Grotte de la Baume Longue (M. PAULUS, 1946)						La Calmette	Campefiel	La Balauzière (M. PAULUS, 1946 et M. F. BONIFAY, 1960)		Rigabe (fouilles E. BONIFAY)
		1	2	3	4	5	6					
Dents supérieures.....	78	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
P^1 long. × larg..	–	–	–	–	8,0 × 8,6	–	–	–	9,0 × 8,9	–	–	–
P^2 long. × larg..	18 × ?	–	–	–	19,2 × 14,3	–	–	–	18,0 × 13,0	–	–	–
P^3 long. × larg..	24 × ?	–	–	–	26,5 × 20,1	–	–	–	26,0 × 18,2	–	–	–
P^4 long. × larg..	39 × ?	–	–	–	42,0 × 25,2	–	–	–	43,1 × 23,0	–	–	–
Dents inférieures.....	90	89,9	90,0	–	–	–	–	–	–	72,0 [2]	–	–
P_2 long. × larg..	17 × ?	6,0 × 11,3	18,2 × 13,1	16,5 × 11,2	–	–	–	15,8 × 10,9	–	–	–	–
P_3 long. × larg..	23 × ?	23,3 × 17,7	23,3 × 15,9	22,4 × 14,6	–	–	–	21,0 × 16,3	–	–	22,0 × 16,0	21,5 × 16,0
P_4 long. × larg..	26 × ?	25,0 × 15,2	24,5 × 15,0	23,2 × 13,7	–	24,5 × 15,8	25,0 × 14,9	23 [1] × 14,5	–	–	23,4 × 15,0	23,2 × 14,2
M_1 long. × larg.	32 × ?	30,3 × 14,0	31,1 × 14,0	–	–	33,8 × 15,0	32,8 × 13,5	–	–	29 [2]	30,8 × 14,2	30,2 × 13,5
Pourcentage de la longueur des dents par rapport à la longueur de la carnassière supérieure ramenée à 100.....	–	–	–	–	63	–	–	–	60	–	–	–
P^3.....	61	–	–	–	45	–	–	–	41	–	–	–
P^2.....	46	–	–	–	19	–	–	–	23	–	–	–
P^1.....	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

(1) L'auteur indique 43, ce qui est une erreur. Je pense qu'il s'agit de 23.
(2) Animal jeune.

Source : MNHN, Paris

pas les confondre et de distinguer par le nom d'*intermedia* que lui avait donné M. de Serres en 1828, la forme archaïque de Lunel-Viel [1].

Crocuta spelaea sous-espèce *intermedia* [2] est une *Crocuta* de taille moyenne mais déjà supérieure à l'Hyène tachetée actuelle; sa dentition est lourde mais n'atteint pas la massivité de celle de l'Hyène des cavernes würmienne s.s.

Dès le début du Würm, et peut-être même dès le Riss-Würm, on observe, dans le Midi de la France, des animaux déjà beaucoup plus forts, chez lesquels tous les caractères archaïques ont disparu. C'est la véritable Hyène des cavernes, *Crocuta spelaea*, qui persiste dans le Midi de la France jusqu'à la fin du Paléolithique supérieur.

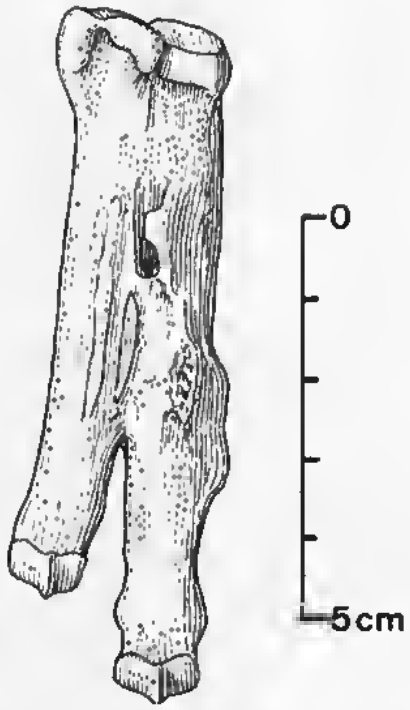


FIG. 47. — Squelette de *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel

4e et 5e métatarsien gauches accolés (LVI-9-2431)

La parenté entre l'Hyène des cavernes würmienne d'Europe et l'Hyène tachetée actuelle est une parenté basée sur la structure générale des deux formes. Dès 1885, A. Gaudry constatait que «l'Hyène des cavernes présente les caractères de l'Hyène tachetée d'une manière très accusée et plutôt exagérée ».

Selon Nehring et Hagmann (1899), la M^1 de l'Hyène des cavernes a tendance à n'avoir plus qu'une seule racine et non deux comme chez *Crocuta crocuta* actuelle. Söergel en 1912, pense que la forme spéléenne a dépassé en spécialisation l'espèce actuelle. Actuellement, on les considère comme distinctes et l'on adopte l'opinion de B. Kurten (1956) qui leur accorde au moins une valeur sous-spécifique.

1. Le nom d'*intermedia* choisi par M. de Serres peut surprendre ; pour celui-ci l'Hyène « mixte » (intermédiaire) était le résultat du croisement entre *Hyaena prisca* et l'Hyène des cavernes; il réservait cette appellation aux animaux présentant des carnassières inférieures à métaconide. Comme E. Harlé (1909) nous pensons qu'il faut étendre ce terme à toute la population de *Crocuta*.

2. Ce n'est pas comme le pense B. Kurten (1956) : « an artificially separated variant out of anormal population » puisqu'il s'agit d'une population tout à fait cohérente qui prend sa place relativement aux autres fossiles connus si on l'étudie en stratigraphie. Il est vrai cependant que l'*Hyaena intermedia* « is not a taxonomic unit ».

Source : MNHN, Paris

C. Relations avec le Quaternaire inférieur

Dans les gisements de la fin du Villafranchien, la *Crocuta* qui tient la place de l'Hyène des cavernes en Europe moyenne est *Crocuta perrieri*. M. Boule en particulier pensait qu'elle était l'ancêtre de l'Hyène des cavernes; malgré une évidente convergence de forme il devient certain, à l'heure actuelle, que l'une ne descend pas de l'autre.

Chez la *Crocuta perrieri*, en particulier celle de Saint-Vallier, les caractères tranchants de la dentition sont atténués; les carnassières sont lourdes; la carnassière inférieure conserve un talon net à deux cuspides, et la carnassière supérieure a « un métacône modérément allongé » (J. Viret, 1954). Ce ne sont que les individus du gisement de Perrier, et donc plus anciens que ceux de Saint-Vallier, qui présentent sur la P_2, associé à un métaconide vestigial, un denticule antérieur. Dans la population de Saint-Vallier, les carnassières inférieures à métaconide sont rares; sur la *Crocuta* de Lunel-Viel au contraire, le métaconide de la carnassière inférieure est très fréquent dans les niveaux inférieurs; le talonide est extrêmement réduit; il y a exagération de la partie tranchante des carnassières et le métacône de la carnassière supérieure est très développé. C'est la raison pour laquelle J. Viret (1954) propose de grouper les premières sous le nom de *Plesiocrocuta* et les secondes d'*Eucrocuta*. Or, il apparaît comme assez sûr de considérer que la *Crocuta* villafranchienne n'a pas pu donner la *Crocuta* du Quaternaire, ne serait-ce qu'à cause de la fréquence élevée du métaconide des carnassières inférieures de Lunel-Viel, qui milite en vue d'un ancêtre à métaconide constant.

Après les gisements à faune villafranchienne, il y a ceux qui sont à la limite du Quaternaire ancien et moyen, mal localisés dans la chronologie alpine, que nous nommerons « épivillafranchiens » et qui ont fourni des faunes villafranchiennes appauvries. Ce sont, dans le Massif Central, les faunes du Coupet (J. Jung, 1946), et de Sénèze ou plus exactement une partie du gisement de Sénèze (Stehlin, 1923, Viret, 1954), qui ont donné de l'Hyène de Perrier. Par contre, au Val d'Arno en Italie ainsi qu'à Olivola, et au gisement de Sainzelles en France, on a trouvé une Hyène géante dénommée *Crocuta robusta* en Italie et *Crocuta brevirostris* en France; selon M. Boule (1893) ce n'est qu'une variété géante de l'Hyène de Perrier mais d'après Söergel (1936), elles ne seraient pas absolument identiques mais représenteraient plutôt des variétés géographiques. Liées [1] ou non à *Crocuta perrieri*, il semble assez net qu'elles aient une signification stratigraphique; au Val d'Arno, le crâne de *C. robusta* provient de Sammezanno et une mandibule de Tasso, deux localités du Val d'Arno supérieur qui ont fourni, surtout la seconde, de nombreux restes de *Canis etruscus*. A Sainzelles, le crâne et la mandibule de *C. brevirostris* ont été trouvés aussi avec des restes de *Canis etruscus* et d'Hippopotame (début du Quaternaire moyen?).

Plus loin géographiquement, la faune de Gombaszög en Hongrie, caractérisée par l'abondance de *Canis*, a donné aussi des restes de *Crocuta brevirostris* décrits par M. Kretzoi (1937-1938), sous le nom de *Pachycrocuta* n.g. *robusta* n.sp. *progressa* n.ssp. Dans certains gisements d'Europe méridionale, l'association *Canis etruscus-Crocuta brevirostris* semble succéder dans le temps à l'association villafranchienne s.s. *Crocuta perrieri - Nyctereutes megamastoides*. Nous sommes forcés de constater que nous ne retrouvons pas cette succession dans le Midi de la France où le seul gisement ayant fourni une faune villafranchienne sur les côtes méditerranéennes, le Vallonnet (H. de Lumley, 1965) a bien donné *C. perrieri* seule, mais la population mindélienne de l'Escale à *Canis etruscus* est associée à *Hyaena prisca* comme nous venons de le voir. Il est probable qu'il nous manque une faune intermédiaire entre le Villafranchien *sensu stricto* et le Mindel à moins que les membres de la biocènose ne soient différents dans la zone périméditerranéenne; les deux possibilités ne s'excluent d'ailleurs pas.

La « charnière » *Crocuta perrieri - Crocuta spelaea* est par contre très nette en Europe moyenne où les gisements mindéliens ont fourni des restes, rares il est vrai, d'Hyène de Perrier; c'est le cas du niveau supérieur de Süssenborn (H. D. Kahlke, 1961) qui date du Mindel II, et du niveau moyen de Mosbach de même âge. Dans le cas de Süssenborn, comme nous l'avons vu, elle est avec les restes de la plus ancienne *Crocuta spelaea* d'Europe moyenne. Ceci a pour conséquence que B. Kurten (1952) qui date avec raison du Gunz-Mindel la migration d'Asie vers l'Europe de l'Hyène des cavernes, place systématiquement tous les gisements avec *Crocuta spelaea* après cet interglaciaire, et ceux sans *Crocuta spelaea* comme antérieurs à celui-ci. Si ce raisonnement est valable pour l'Europe moyenne, les gisements du Sud-Est de la France démontrent

1. A l'examen des crânes de Sinzelles, on peut en douter.

Source : MNHN, Paris

que *Crocuta spelaea n'avait pas encore atteint* nos régions à la fin du Mindel et qu'elle n'y est arrivée qu'à l'interglaciaire suivant. Les individus isolés trouvés dans les gisements allemands mindéliens ne sont pas le signe d'une migration en masse mais doivent plutôt être considérés comme des individus avant-coureurs.

Dans ses grandes lignes, l'histoire des Hyaenidés quaternaires, comme celle des Lynx, présente deux nappes différentes correspondant l'une au Quaternaire inférieur (*Crocuta perrieri-Lynx issiodorensis*) l'autre au Quaternaire moyen (*Crocuta spelaea-Lynx spelaea*); dans la seconde on peut discerner les individus archaïques, qui possèdent un métaconide à la carnassière inférieure (*C. spelaea intermedia*) et des individus plus évolués chez lesquels il a disparu.

D. Origine de la *Crocuta spelæa*

Elle doit être recherchée fort probablement parmi les nombreuses espèces de *Crocuta* trouvées en Asie.

Selon B. Kurten (1957) l'ancêtre de l'Hyène des cavernes européennes serait *Crocuta sivalensis* du Pinjor Stage; la description de Pilgrim (1932) paraît tout à fait opposée à cette manière de voir car il s'agit d'une *Crocuta* de forte taille, caractérisée par une grande M^1, une courte P^4 et une M_1 sans trace de métaconide. Cette espèce est plus proche de *Crocuta salanicae*, de *Crocuta brevirostris* et de *Crocuta robusta* que de toute autre espèce européenne. En ce qui concerne la *Crocuta felina* qui, selon Pilgrim, présenterait une certaine parenté avec *Crocuta spelaea*, elle est plus petite avec des crêtes occipitales moins étendues, une cuspide antérieure à la P_4 plus forte et une P_1 absente; ajoutons de plus qu'elle ne porte pas de métaconide à la carnassière inférieure ce qui l'élimine de l'ascendance directe de *Crocuta spelaea intermedia*. Il nous faut donc, je pense, rejoindre l'opinion de Pilgrim selon laquelle l'ancêtre direct de l'Hyène des cavernes est la *Crocuta honanensis* du Pontien de Chine décrite par Zdansky (1924). C'est une espèce de taille modérée représentée par deux fragments : un museau en mauvais état et sa mandibule provenant de la localité 12, et un fragment de crâne de la localité A. Ces deux localités sont situées dans la province de Honan et ne sont pas très éloignées l'une de l'autre. Sur l'Hyène fossile du Honan, le métacône de la P^4 est assez allongé, la P_2 est sans denticule antérieur, la M_1 modérément grande possède un métaconide petit mais bien visible, situé au bord postérieur du protoconide, les premières prémolaires supérieures et inférieures sont présentes.

D'après O. Zdansky, la structure du talon de la P^4 et l'allongement de son lobe postérieur incitent particulièrement à admettre une filiation avec *Crocuta spelaea*.

On retrouve sur la sous-espèce de Lunel-Viel les caractères primitifs de l'Hyène du Honan; elle en diffère cependant par la perte de P_1, la réduction des prémolaires supérieures antérieures et la présence inconstante du métaconide à la carnassière inférieure; si les dents de lait de la localité 109 appartiennent bien à l'Hyène du Honan, la carnassière de lait présente un métaconide beaucoup plus fort que chez l'Hyène fossile de Lunel-Viel.

En réalité, il nous manque les intermédiaires dans le temps et dans l'espace entre l'espèce chinoise et l'espèce européenne : toute comparaison n'est qu'une simple hypothèse que l'éloignement des gisements rend bien fragile.

E. Conclusions à l'étude du genre *Crocuta*

Les gisements du Sud-Est de la France révèlent l'arrivée massive durant le grand interglaciaire Mindel-Riss de l'Hyène des cavernes sous une forme archaïque (*C. spelaea intermedia*) dont les différents caractères sont révélés par l'étude des restes de Lunel-Viel. On suit l'évolution de l'Hyène des cavernes jusqu'à la fin du Paléolithique supérieur.

Cette espèce paraît ne pas avoir de relations (autre qu'une convergence de structure générale) avec l'Hyène tachetée actuelle d'une part, ni avec l'Hyène villafranchienne (*C. perrieri*) d'autre part. Son origine est très probablement asiatique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

FAMILLE DES *URSIDAE*

GENRE *URSUS L.*

Les différentes espèces d'Ours quaternaires ont donné lieu à de nombreux travaux dont les plus importants, ceux des paléontologistes allemands, concernent les formes spéléennes.

Pour les autres formes, soit « arctoïdes », soit « plionarctoïdes » le matériel est rare et leur évolution très mal connue.

En dehors de l'étude morphologique qui prédomine mais est souvent complexe, il est nécessaire dans tout travail sur les Ursidés de tenir compte des données métriques; en ce qui concerne les dents, il faut souliner l'importance des mesures relatives plus que de leurs valeurs absolues; par exemple, la longueur de la carnassière inférieure est supérieure à la longueur de la M_2 = caractère archaïque (constant chez les *Ursavus* tertiaires), au contraire la longueur de la carnassière inférieure est inférieure à celle de la M_2 = caractère évolué, en général de règle chez les Ursidés quaternaires. De même pour les os longs, l'indice de massivité obtenu en effectuant le rapport longueur/largeur est très important. Ceci explique l'abondance relative des tableaux métriques dans ce chapitre où le matériel est peu important, et la présence fréquente de données numériques dans l'exposé qui va suivre.

URSUS (PLIONARCTOS) TELONENSIS n. sp.

Tableau 53.
Planche XXI.

Découvert en 1958 dans une carrière des environs d'Evenos (Var), la mandibule de petit Ursidé dont il va être question provient d'une brèche osseuse qui a fourni aussi divers restes caractéristiques d'*Hemitragus*. La poche ossifère de Cimay (nom du vallon où est exploitée cette carrière), d'après la sédimentologie, date probablement du début de la glaciation de Mindel.

A. **Description** (fig. 48)

Cette mandibule est malheureusement un exemplaire unique; seule la branche montante est cassée transversalement à la fosse massetérienne. La branche horizontale est rectiligne et se termine sous la fosse du masseter par un bourrelet en saillie qui est très visible. La dentition dénote un animal âgé.

La canine est puissante, elle est assez large à la base et cassée à son extrémité; c'est une dent haute dont le diamètre antéro-postérieur est de l'ordre de 27 mm à la base de la couronne; transversalement elle mesure 16 mm. Accolée à sa racine, l'alvéole de P_1 est simple et séparée de l'alvéole de P_2 par un espace de 32 mm. Il n'y a pas de P_3 mais un diastème de 15,2 mm : cette prémolaire n'ayant d'ailleurs pas du exister, car le bord supérieur de l'os mandibulaire s'amincit entre P_2 et P_4 et marque un début de résorption.

La P_4 a deux racines et est relativement courte, sa structure est simple, sans denticule antérieur.

La carnassière qui lui fait suite laisse entrevoir les grandes lignes de sa constitution : malgré l'usure, certaines zones non abrasées permettent de voir que la surface de la dent est d'aspect simple : la base du protoconide est réduite, le paraconide est plus large et conflue avec la racine du métaconide qui devait être assez développée étant donné les contours qu'on peut lui attribuer. Du côté lingual, un petit cercle d'émail

Source : MNHN, Paris

usé permet de penser qu'il y avait probablement un métaconide dédoublé (prométaconide selon Heller, ou pseudo-métaconide selon Viret). Une zone non usée à l'émail neuf et lisse sépare le trigonide du talonide qui présente un hypoconide très dilaté du côté labial et un endoconide beaucoup moins fort du côté lingual. L'aspect général de la dent est celui d'un triangle dont la pointe est située au point antérieur et dont les côtés s'écartent progressivement sans marquer de gonflement brutal au niveau du talonide.

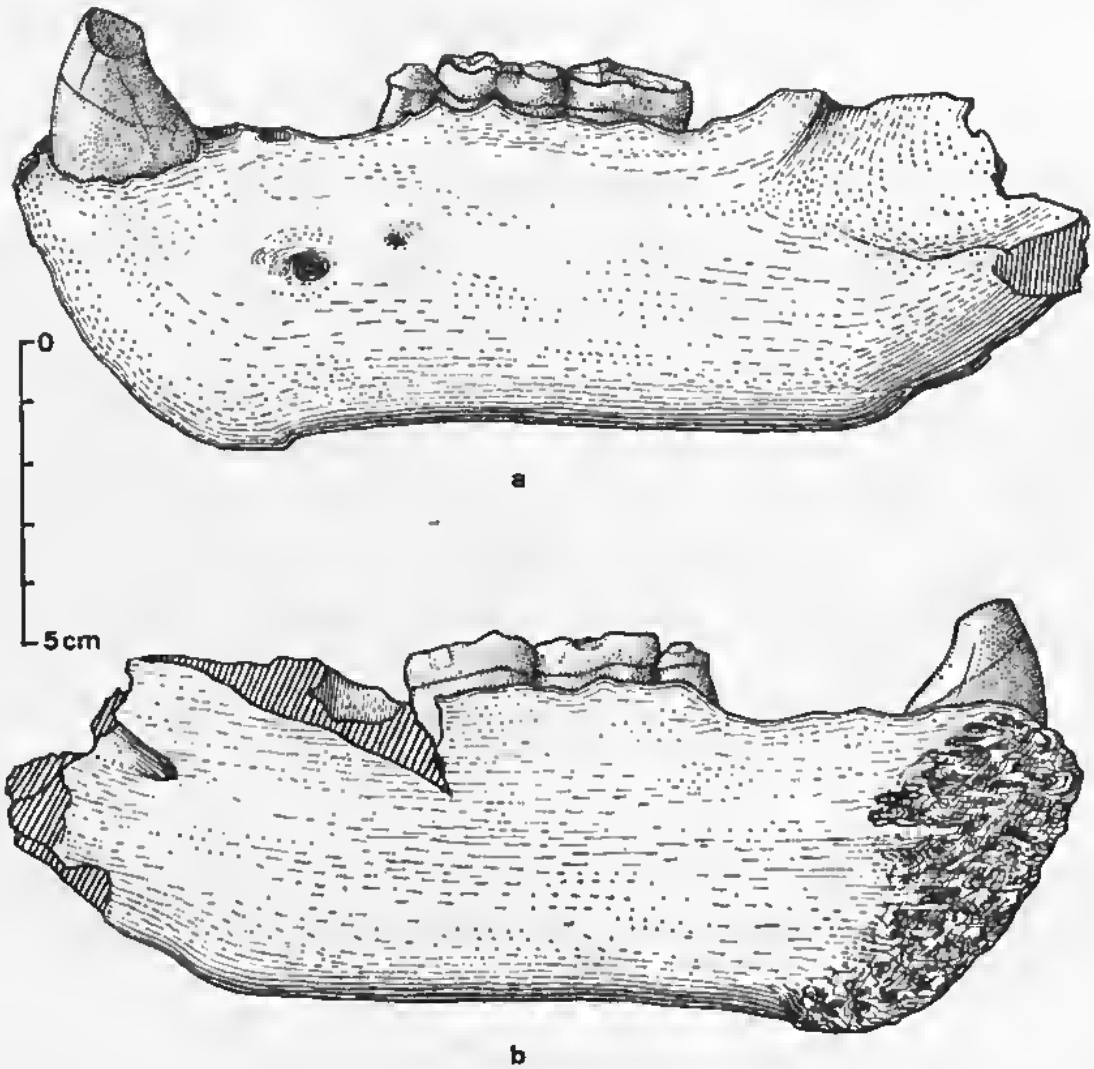


Fig. 48. — *Ursus* (*Plionarctos*) *telonensis* n. sp., Cimay.

Demi-mandibule gauche : *a*. face externe; *b*. face interne.

La tuberculeuse, M_2, est quadrangulaire à reliefs abrasés mais simples. Du côté labial, l'émail usé cerne l'implantation du paraconide et du protoconide de taille modérée et l'hypoconide devait être fort et large. Du côté lingual par contre, les zones non usées sont larges et l'emplacement du métaconide et de l'endoconide sont très réduits. La surface de la dent n'était pas recouverte de mammelons car la structure en est très simple.

L'alvéole de la M_3 dénote une dent plutôt courte (15,5 mm de longueur) mais élargie transversalement.

Malgré l'usure qui en défigure l'aspect original, la dentition de l'Ours de Cimay était de structure simple.

Source : MNHN, Paris

B. Comparaisons

Le travail de comparaison est très complexe car il est nécessaire de l'étendre d'une part à certains Ursidés quaternaires de petite taille (*U. etruscus* forme *arvernensis* du Quaternaire ancien, *U. stehlini* du Quaternaire moyen, *U. prearctos* et *arctos* du Quaternaire supérieur), et d'autre part à *Ursus ruscinensis* du Pliocène.

Une première indication est donnée par l'étude métrique (Tabl. 56).

La dentition inférieure se caractérise par sa petite taille et en particulier par la réduction de la M_2, qui est d'une taille bien inférieure à celle de l'*Ursus arctos* (entre 25 et 29 mm), inférieure aussi à ce que l'on trouve sur les formes archaïques d'Ours brun (*prearctos* de Grimaldi) chez lesquelles la longueur de la M_2 reste supérieure à 20 mm; inférieure enfin à la M_2 d'*Ursus etruscus* (16,8 — 17 mm à Saint-Vallier, par exemple).

On peut faire les mêmes remarques en ce qui concerne la première tuberculeuse qui mesure 21 mm, ce qui reste inférieur aux 22,2 - 24 mm de la M_2 de l'Ours étrusque de Saint-Vallier et aussi pour la carnassière qui, avec 21,7 mm n'atteint pas les 23 mm minimum observés à Saint-Vallier.

La longueur relative des dents est aussi très importante : la longueur de la carnassière inférieure est plus grande que celle de la tuberculeuse et la dépasse de 0,7 mm, ce qui permet d'écarter définitivement toute comparaison avec l'Ours brun chez lequel la tuberculeuse prédomine largement sur la longueur de la carnassière inférieure. Par contre, ce rapport est plus grand que 1 chez l'*Ursus etruscus* villafranchien dont cependant le petit Ours de Cimay ne possède pas la morphologie dentaire complexe.

1. *Comparaisons avec* U. ruscinensis [1] *et* U. etruscus *forme* arvernensis [2] (Tabl. 56 et 57).

J'ai pu comparer la mandibule de Cimay avec celle d'*Ursus ruscinensis* et celle d'*U. etruscus* forme *arvernensis* [3].

La mandibule de l'Ours du Roussillon est plus trappue que celle de l'*U. etruscus* forme *arvernensis* et il en est de même pour la mandibule de Cimay. Il existe un bourrelet, très net sous le point d'insertion du masséter de la mandibule quaternaire alors qu'il est à peine esquissé chez l'Ours Pliocène et est totalement absent chez l'*U. etruscus*. Au point de vue dentaire, l'Ours du Roussillon a ses quatre prémolaires, celui de Cimay trois seulement. La P_4 de ce dernier est plus faible (11 mm de longueur) que sur l'*U. etruscus-arvernensis* (13,1 mm), et est identique à celle de l'Ours Pliocène. Cette dent représente 56 % de la longueur de la carnassière sur l'Ours du Quaternaire ancien, seulement 48 % chez l'Ours pliocène, et 46 % sur l'Ours du Quaternaire moyen.

La carnassière de l'animal pliocène est tranchante sans gonflement du talonide : elle mesure 8,9 mm de largeur transversale au protoconide et 10,2 mm de largeur au talonide soit une différence de 1,3 mm; cette différence dépasse 2 mm sur l'*U. etruscus arvernensis* (largeurs 10 et 12,5 mm), sur le petit Ours de Cimay cette même différence est de 1,2 mm (largeurs : 9,3 et 10,5 mm).

La M_2 d'*U. ruscinensis* est de forme rectangulaire avec des ridulations bien visibles et la M_2 est relativement arrondie; c'est une dent de petite taille 16,1 mm de longueur sur 12,5 mm de largeur. Une certaine parenté est visible entre l'Ours de Cimay et *Ursus ruscinensis*, par contre il n'existe pas de rapprochement possible entre la mandibule d'*Ursus etruscus - arvernensis* et la mandibule de Cimay : l'Ours du Quaternaire inférieur se distingue par une morphologie dentaire plus complexe, l'absence du bourrelet sur la branche horizontale de la mandibule, et la robustesse de la P_4 et celle de la carnassière inférieure.

L'Ours de Cimay se caractérise comme l'Ours du Roussillon par sa dentition simple d'aspect tranchant et carnivore. Il en diffère cependant par l'absence de P_3, le début de résorption entre P_2 et P_4 et une tuberculeuse plus forte.

2. *Comparaisons avec* Ursus (Plionarctos) stehlini.

Les restes de petits ursidés quaternaires du genre *Plionarctos* sont rares : la plupart du temps ils sont associés, semble-t-il, à des faunes mindéliennes (c'est le cas à Mosbach) et à des faunes à *Canis etruscus*

1. Collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et collections du Muséum et de la Faculté des Sciences de Lyon.
2. Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
3. A la suite de J. Viret (1954) nous considérons que la mandibule d'*U. arvernensis* de Perrier est en réalité une mandibule d'*U. etruscus*. Mais pour la distinguer du matériel plus récent dont elle se distingue par la taille, je la nomme *U. etruscus* forme *arvernensis*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 56. — *Mandibules et dents inférieures des petits ursidés du Quaternaire moyen d'Europe*

Mesures	*Plionarctos telonensis* n.sp. Cimey	*U. (plionartos) stehlini* (F. HELLER, 1949)						*U. schertzi*
		Bammenthel (individu jeune)	Mauer (déposé à Hildesheim)	Mauer (déposé à Tübingen)	Mauer (collection Freudenberg)	Mauer (déposé à Stuttgart)	Mauer (ex. Rüger)	Achenheim (R. DEHM 1943)
Longueur $P_4 - M_3$	69 env.	– (67,5)	–	75,0	72,0	–	–	61,1
Longueur des 3 molaires	60 env.	– (57 env.)	57,2	53,0	59,0	–	–	–
Hauteur de la branche horizontale en avant de P_4	49,6	– (37 env.)	44,5	37,5	41,0	46,0	–	36,0
Longueur du diastème	30,0	14,0	31,0	32,0	35,0	37,0	–	22,5
Diamètre longitudinal de la canine	22,5	19,4	26,6–21,2	18 env.	–	–	–	–
Diamètre transversal de la canine [1]	15 env.	12,8	–	–	–	–	–	–
P_4 Longueur	10,0	11,1	11,4	–	–	11,4	11,1	10,3
Largeur	6,0	6,6	6,0	–	–	6,6	5,9	6,1
M_1 Longueur	21,7	19,8	20,0	–	–	20,5	21,0	18,3
Largeur	10,5	9,6	9,1	–	–	9,5	9,7	8,1
M_2 Longueur	21,0	21,0	–	–	–	21,3	19,9	19,3
Largeur	13,5	13,0	–	–	–	13,6	11,8	10,9
M_3 Longueur	15,5	–	–	–	–	16,0	–	14,2
Largeur	8 env.	–	–	–	–	13,0	–	10,9

1. Les canines de Mauer étudiées par Rüger mesurent :
20,6×13,0
17,3×11,5 et 20,3×12,7
Celles de Mosbach : 17,5×11,5
21,9×13,7

Source : MNHN, Paris

comme celles de Gombaszög et Varberg, en Hongrie. Dans ce dernier gisement M. Mottl (1942) lui rapporte un quatrième métacarpien qu'elle juge trop petit pour être de l'*U. etruscus*. Ce sont les gisements d'Europe moyenne qui ont donné à ce jour les plus beaux restes.

a. *Historique.*

Dès 1933, Stehlin souligne les traits archaïques qui les caractérisent, et les éloignent de l'Ours brun, sans les rattacher pour autant de façon sûre à la forme *arvernensis* de l'*U. etruscus* de Perrier. C'était pourtant l'opinion qui avait prévalu jusqu'à ces dernières années, 1938 très exactement, car on intégrait ces petits ursidés du Quaternaire moyen à *Ursus arcernensis* : travaux de Von Reichenau (1906) sur Mosbach, Rüger (1928) sur Mauer en Allemagne, et en Hongrie ceux de Kormos (1916-1931).

En 1938, M. Kretzoi individualise les restes rares (deux canines isolées) du petit Ours de Gombaszög sous le nom d'*Ursus stehlini*[1] et entreprend une révision du groupe des Ursidés quaternaires. Il les divise en deux groupes : les sous-genre *Plionarctos* créé par Frick (1926) et le sous-genre *Drepanodon-Ursus* s. l.

Le premier groupe comprend *Plionarctos minutus* Gervais, *Plionarctos ruscinensis* de Montpellier, *Plionarctos arcernensis* de Perrier (que F. Heller en 1942 placera avec raison dans le second groupe), *Plionarctos bôcki* des lignites pontiennes de Barot-Kopecz en Hongrie, les différents éléments de Mauer, Mosbach, Villany, Beremend, Püspükfürdö (auxquels F. Heller joint les restes du Forest-Bed), *Plionarctos angustidens* de Chou-Kou-Tien, *Plionorctos namadicus* de la Narbada en Inde, *Pl. kokeni* de Cze-Chuan en Chine et *Pl. edensis* du Pliocène supérieur d'Amérique du Nord[2].

Dans le sous-genre *Drepanodon*, il range *Drepanodon ruscinensis*, *Dr. etruscus* du Val d'Arno, *Dr. etruscus? gombaszögensis* de Gombaszög, *Ursus savini* du Forest-Bed, *Ursus deningeri* d'Allemagne (Mauer-Bammenthal-Mainz-Wiesbaden), *Ursus süssenbornensis* de Süssenborn, *Ursus taubachensis* de Taubach, *U. arctos*, *U. spelaeus*.

TABLEAU 57. — *Mandibules et dents inférieures d'*Ursus ruscinensis *du Pliocène de Perpignan*

Mesures	Collections du Muséum de Paris	Collections de la Faculté des Sciences de Lyon	Collections du Muséum de Lyon
		n° 41326	Pp48
Longueur P_4 - M_3	73 env.	–	–
Longueur des trois molaires	60 env.	–	–
Longueur du diastème	–	23,4	–
Diamètre longitudinal de la canine	22 env.	23,6	–
P_4 Longueur	11 env.	12,7	–
Largeur	6,8	6,7	–
M_1 Longueur	22,5	21,3	–
Largeur	10,2	9,0	–
M_2 Longueur	19,9	20,4	18,1
Largeur	13,0	11,7	9,9
M_3 Longueur	16,1	14,9	–
Largeur	12,5	11,8	–

Ceci représente avant tout un classement « métrique » : les petits d'un côté, les gros de l'autre. Pour l'auteur, ce classement se justifie car les petites formes sont conservatrices, les grosses ont au contraire de nombreuses possibilités évolutives.

A la suite de ce travail, F. Heller (1949) reprend l'étude du matériel de Mauer-Bammenthal et de Mainz-Wiesbaden (Mosbach); il s'agit, et de loin, du plus beau et du plus riche matériel relatif à ces petits ursidés du Quaternaire moyen. Une demi-mandibule gauche provient de la sablière de Bammenthal (proche du célèbre gisement de Mauer

1. Pour marquer que Stehlin fut le premier auteur à émettre un doute sur leur idendité spécifique avec l'Ours des Etouaires.
2. La création d'un nouveau sous-genre s'avérait indispensable, car à la suite de Depéret, certains paléontologistes les classaient dans le sous-genre *Helarctos* dont le genotype est *Ursus malayanus* (Pilgrim, 1931). C'est Stehlin qui le premier a considéré ce rapprochement comme inadmissible.

Source : MNHN, Paris

mais probablement d'âge un peu plus récent); la sablière de Mauer a fourni une demi-mandibule gauche entière avec la canine, P_4, M_3, une demi-mandibule droite avec seulement la canine, un fragment de mandibule droite avec la canine, P_4 et M_1, un fragment de mandibule gauche avec la canine et des dents isolées (canine et M_3). Le gisement de Mosbach n'a livré par contre que trois canines isolées.

L'étude de F. Heller met en évidence que les petits ursidés allemands, comme la mandibule de Cimay ne sont pas identifiables à *Ursus arvernensis*, dont ils se distinguent par une carnassière plus petite, par le fait que le trigonide et le talonide de celle-ci sont reliés par deux crêtes visibles, et par des tuberculeuses plus richement décorées avec des éperons et des pointes isolées plus nombreuses. Enfin, le bord inférieur de l'os mandibulaire forme une saillie qui n'existe pas chez *Ursus arvernensis* [1].

F. Heller conclut qu'*Ursus stehlini* d'Allemagne moyenne et de Hongrie (Villany, Beremend, Püspökfürdö) est le descendant du petit *Ursus böcki* des lignites pontiennes de Barot-Kopecz (Schlosser, 1899 et Maier von Mayerfels, 1929) et serait affilié à l'*Ursus minutus* des dépôts astiens de Montpellier.

b. *Rapports avec l'Ours de Cimay* : apparemment ils sont étroits. Dans les deux cas il s'agit d'Ours de petite taille, à dentition tranchante, et qui possèdent une mandibule dont la branche horizontale présente un fort bourrelet. Au point de vue métrique les dents sont comparables, mais certains caractères des différencient : l'absence de P_3 à Cimay, toujours présente semble-t-il sur les exemplaires allemands, la particulière robustesse de l'os mandibulaire (très visible en comparant la hauteur de la branche horizontale en avant de P_4), la puissance de la canine (plus grêle à Mauer et à Mosbach), et l'inversion du rapport longueur carnassière inférieure/longueur M_2, qui est supérieur à 1 à Cimay, inférieur à 1 sur les Ursidés allemands; ceci marque une tendance certaine à être moins carnivore chez ces derniers que chez l'exemplaire provençal.

Enfin, la P_4 de l'*Ursus stehlini* est, contrairement à celle du petit Ours de Provence, une grosse dent; elle représente respectivement 56, 57 et 55 % de la longueur totale de la carnassière inférieure. Nous avons vu que ce rapport n'était que de 46 % à Cimay.

F. Heller note aussi qu'*Ursus stehlini* présente une couronne de tuberculeuses avec de nombreuses pointes et éperons isolés ce qui contraste avec la simplicité des dents de la mandibule de Cimay.

3. *Appartenance spécifique et diagnose du fossile de Cimay.*

Pour toutes les raisons énumérées ci-dessus, il n'est pas possible de réunir la mandibule de Cimay ni avec *U. etruscus* forme *arvernensis*, ni avec *U. stehlini*. Il vaut mieux pour l'instant isoler la mandibule de Provence sous le nom d'*Ursus* (*Plionarctos*) *telonensis* n. sp. Il faut cependant envisager que du matériel complémentaire, un crâne en particulier, puisse mettre plus en relief les caractères particuliers de la mandibule de Cimay, ou au contraire les ramener au niveau de la variation individuelle.

Diagnose : Ours de petite taille appartenant au sous-genre *Plionarctos*. La dentition inférieure, seule connue, est relativement simple et tranchante : elle comporte une canine puissante, la P_3 est absente, la P_4 est plus courte que la carnassière inférieure, alors que celle-ci (M_1) est légèrement plus longue que la tuberculeuse (M_2) qui lui fait suite. L'os mandibulaire est particulièrement robuste.

4. *Autres gisements.*

a. *Bruges.*

Plus près de nous, en France, J. Viret (1947) a décrit des éléments de petit Ursidé (P^4, M^1 et M^2) qui proviennent d'un même sujet adulte et qui ont été récoltés dans la carrière de Bruges (Gironde); l'intérêt des dents de Bruges est d'être précisément les premières dents supérieures décrites de *Plionarctos stehlini*, mais elles ne sont pas des éléments de comparaison utilisables dans notre étude.

D'après l'auteur, il y a une grande parenté avec les dents d'Achenheim (dont il est question plus loin) « malgré les dimensions très légèrement inférieures de ce dernier » et avec le petit Ours de Montmaurin représenté seulement par une M_2 (R. de Saint Perrier, 1922).

L'étude des dents de Bruges montre une certaine parenté avec *Ursus thibetanus* dont il diffère néanmoins « par le grand développement de P^4 qui sied à une forme archaïque ainsi que la présence d'un bourrelet basal interne sur M^1 et M^2, bourrelet qui est presque effacé chez l'espèce actuelle », la canine est plus renflée à la base que sur *U. thibetanus* ».

1. Stehlin exprimait déjà une opinion comparable en écrivant « les petits Ours du Pleistocène ancien, qui sont plus petits et peut-être un peu moins évolués que l'*Ursus etruscus* lui-même... » ce qui revenait à les rayer de leur descendance.

Source : MNHN, Paris

J. Viret avait déjà remarqué que « la série dentaire du petit Ours de Bruges ... rappelle celle des Ours du Pliocène inférieur et moyen »; il notait cependant que l'Ours de Bruges possède des tuberculeuses plus développées, en particulier le talon de la M^2.

Nous avons vu que ce sont les mêmes différences que l'on peut observer sur les dents inférieures de *Plionarctos* de Cimay ou d'Allemagne par rapport à l'Ours du Roussillon[1].

Il est difficile d'établir les relations entre les dents supérieures de Bruges et la mandibule de Cimay et seule la présence d'éléments complémentaires pourrait orienter les conclusions.

b. *Abbeville.*

Il n'est pas impossible qu'il faille aussi rapporter au genre *Plionarctos* les éléments d'un Ours de petite taille cité par H. Breuil (1939-1940) dans la liste de la faune des marnes grises mindéliennes de la Porte du Bois à Abbeville.

C. Origine des *Plionarctos* d'Europe

Comme nous l'avons vu, il semble que l'Ours de Cimay ait une parenté réelle avec l'Ours pliocène du Roussillon, les caractères par lesquels il en diffère sont le développement de M^2 et l'absence de P^3. Or, les Ursidés mieux connus, comme l'Ours des cavernes, montre qu'il y a au cours des temps, tendance à l'augmentation des tuberculeuses, diminution de la dent carnassière et perte des prémolaires, ce qui correspond aux différences visibles entre l'espèce pliocène et l'espèce quaternaire.

En rattachant *Plionarctos stehlini* à *U. böcki*, F. Heller adopte le même point de vue.

Or, Maier von Mayerfels (1929) a mis l'accent sur les affinités entre l'Ours pontien de Hongrie et l'Ours pliocène du Roussillon en France. Ceci est repris par E. Thenius (1947) et J. Viret (1954); ce dernier écrit d'ailleurs qu'il n'hésiterait pas « à réunir le document hongrois et celui du Roussillon dans une même espèce »[2].

Je pense que leurs descendants quaternaires, *U. stehlini* d'une part et *U. telonensis* d'autre part, paraissent ne pas avoir évolué de façon identique : d'un côté ceux d'Allemagne, terrain d'élection pour l'évolution des Ours au Quaternaire moyen, sont devenus plus omnivores et ont suivi la voie évolutive normale, de l'autre l'Ours de Cimay est resté plus carnivore et donc plus archaïque.

D. Évolution au Quaternaire supérieur

De nombreux auteurs pensent que l'Ours du Thibet (*Ursus thibetanus*) représente dans la faune actuelle le dernier des *Plionarctos* du Quaternaire moyen; c'est le cas de B. Kurten (1957) qui considère les petits Ursidés d'Allemagne comme une sous-espèce : *U. thibetanus stehlini*. Cet auteur considère d'ailleurs que l'espèce souche est l'*Ursus etruscus*, ce qui n'est pas évident comme nous venons de le voir.

C'est aussi le cas de R. Dehm (1943) qui a étudié le petit Ours d'Achenheim, le plus récent de tous les *Plionarctos* puisqu'il est d'âge rissien, mais qui diffère beaucoup de tous les autres par son extrême petitesse.

R. Dehm le décrit comme « un Ours primitif et petit, du groupe d'*Ursus arvernensis*. Cr. et Job., encore plus petit même, avec une partie antérieure de la mâchoire plus courte et une M_1, M_2 plus longue »[3]. Il le considère comme proche d'*Ursus angustidens* de Chou Kou Tien et de l'actuel *U. thibetanus*. Le petit Ours d'Achenheim (*U. schertzi*) possède, comme l'*Ursus thibetanus* actuel, une crête diagonale accentuée sur la première molaire; mais avec une série dentaire de 62 mm de longueur il est beaucoup plus petit que celui-ci dont la longueur moyenne est de 67,6 mm.

Par contre il possède quatre prémolaires; la première tuberculeuse (19,3 mm) est plus grande que la carnassière (18,3 mm) et la P_4 est forte (10,3 mm) et représente 56 % de la longueur de la carnassière inférieure comme chez *Plionarctos stehlini*. Comme le dit fort justement P. Wernert: « il semble représenter l'un des derniers, sinon l'ultime échelon des petits Ursidés d'ascendance archaïque ».

Pour ma part, la taille réduite d'*Ursus schertzi* (dégénérescence?) jointe aux différences morphologiques observées par J. Viret entre les dents supérieures du petit Ours de Bruges et celles de l'actuel *U. thibetanus* (en particulier le fort développement de la carnassière supérieure) font que je me demande si les *Plionarctos* du Quaternaire moyen d'Europe ont réellement pu donner des descendants dans la nature actuelle.

1. A côté de *Pl. stehlini*, la carrière de Bruges a fourni des restes d'Ours brun (*Ursus arctos fossilis*).

2. Cela pose d'ailleurs le problème de l'appartenance admise par Kretzoi et Heller au sous-genre *Drepanodon*, et non *Plionarctos*, de l'*U. ruscinensis*. Ces auteurs admettent d'ailleurs que l'*U. minutus* de Montpellier serait, lui, un *Plionarctos* : or, la M_2 qui sert de type à P. Gervais serait très probablement de l'*U. ruscinensis*...

3. « Primitiver kleiner Bär aus der Gruppe des *U. arvernensis* Croizet et Jobert, jedoch kleiner, mit verkürztem vorderen Kirferast uad längeren M_1 ».

Source : MNHN, Paris

URSUS MEDITERRANEUS Del Campana, 1910

Le matériel relatif aux Ours des îles méditerranéennes est très réduit et néanmoins fort intéressant.

A. Différents gisements

1. *Marseille.*

Dès 1866, une cavité remplie de limon rougeâtre, éventrée par l'ouverture d'une carrière du Nord-Ouest des îles du Frioul (golfe de Marseille) mit au jour, outre des restes de Cerf, de Renard et de Porc-épic, ceux d'un petit Ours ramassés par M. Itier [1]; A. F. Marion (1867) les cite sans leur donner de désignation spécifique particulière.

Dans une publication ultérieure (1883), A. F. Marion parle plus précisément de deux individus à Ratonneau (île du Frioul) : « l'un était jeune, l'autre était arrivé aux dernières limites de la vieillesse », sans donner aucun autre détail. Le matériel des îles du Frioul a été perdu à la fin du XIX[e] siècle.

2. *Elbe et Luparello.*

Forsyth Major, quelques années plus tard, attira l'attention sur la présence de dents isolées d'Ours de très petite taille provenant d'une brèche osseuse de Sistiana sur l'Adriatique, dans les environs de Trieste [2], et à l'île d'Elbe dans la caverne de Porto Longone : « Si tous ces restes prouvent appartenir à une espèce distincte, il ne serait pas impropre de les désigner comme *Ursus mediterraneus* n. sp. ».

Ce n'est qu'en 1910, que Del Campana a donné une première description des quatre dents isolées de Porto Longone (Elbe). Il y a une deuxième molaire supérieure gauche qui mesure 25 mm de longueur et 10,5 mm de largeur; deux M_2 gauche et droite qui mesurent respectivement 21,4 × 12,4 mm et 20,8 mm × 13 mm et une M_3 gauche (20,5 mm × 15,6 mm). Ce qui frappe immédiatement c'est l'extrême petitesse de la M^2 qui avec 25 mm de longueur est comparable aux tuberculeuses d'*Ursus ruscinensis* pliocène, mais avec une largeur infiniment plus réduite. Les M^2 sont par contre tout à fait comparables à celles des *Plionarctos* européens; enfin la M_3 est plus forte que chez ces derniers et semblable à celle de l'*U. prearctos* de Grimaldi. Ce matériel provenant de plusieurs individus, il est impossible de calculer la longueur relative des dents qui est si importante chez les Ursidés. Ces Ours pourraient se rattacher à une forme archaïque du Quaternaire ancien continental, du genre *Plionarctos*; à moins qu'ils ne représentent des formes naines « d'exactes réductions des individus les plus robustes de l'espèce type », ainsi que le pensait R. Vaufrey (1929) en décrivant un deuxième et un troisième métacarpien d'Ours trouvés à Luparello, en Sicile, qu'il rapportait à un *U. arctos* nain [3].

Les dents d'Elbe ne sont pas caractéristiques car elles représentent un matériel trop réduit pour permettre de trancher ce problème.

B. Unités spécifiques de ces divers éléments

Ces petits Ours sont associés à des faunes qui paraissent d'âge bien différent. A Luparello, la faune est würmienne; elle comprend : *Hippopotamus amphibius, Vulpes vulgaris, Elephas antiquus mnaidriensis, Elephas antiquus melitensis, Elephas antiquus falconeri.*

A Elbe, il y a : *E. caballus, Rh. mercki, Hippopotamus amphibius, Sus scrofa, Cervus capreolus, Cervus elaphus, Ursus spelaeus, Felis spelaea, Felis Lynx, Lepus meridionalis* et *Lepus timidus.*

La brèche de Ratonneau, comme nous venons de le voir, a fourni des restes de *Canis vulpes, Cervus, Lagomys* et un *Hystrix major* de grande taille; cette dernière espèce est plutôt un élément des faunes continentales anciennes. A celà, il faut ajouter que les îles de Marseille étaient jusqu'au Riss-Würm reliées au continent [4] de même que pendant une grande partie du Würmien, et il n'est pas possible de parler de « faune insulaire » pour ces îlots désertiques.

Le problème est fort différent pour la Sicile ou l'île d'Elbe qui ont été susceptibles de constituer un milieu habitable, et ont fourni des ensembles biologiques fossiles influencés par une période d'insularité.

1. Congrès Scientifique da France, p. 7 at p. 332.
2. Ce gisement mal connu est probablement continental et tout à fait en dehors de l'exposé qui suit.
3. Ceux-ci mesurent respectivement 60 mm et 56 mm.
4. E. Bonifay, 1967.

Source : MNHN, Paris

Si donc, en Sicile ou à Elbe, on a pu parler de « nanisme insulaire », il n'en est pas de même aux îles du Frioul, qui ont donné des restes de petits Ours parce que la faune continentale contemporaine du dépôt comprenait, elle aussi, des petits Ours; ces gisements datent vraisemblablement du Quaternaire moyen. D'un côté (*U. arctos* nain), comme de l'autre (*Plionarctos* continental), il paraît vraisemblable qu'il faudra abandonner prochainement l'appellation d'*Ursus mediterraneus*.

URSUS DENINGERI Von Reichenau, 1906

Tableaux 58, 59, 60, 61, 62.

C'est la première fois que cette espèce est signalée dans le Sud-Est de la France. Les restes ne sont pas très abondants à la grotte de l'Escale et ils sont très rares à Lunel-Viel.

A. Description du matériel de la grotte de l'Escale

Tous les restes d'Ursidés sont localisés dans la couche B (Mindel supérieur ancien).

1. *Les dents* (Tabl. 58, fig. 49).

Deux dents supérieures, une M^1 et une M^2 (B-1297) encore jointives mais incluses dans une brèche très dure permettent une étude relativement aisée. Il s'agit, au premier coup d'œil, de dents à aspect speléen, beaucoup trop grandes et trop complexes pour appartenir à un Ours brun. La première tuberculeuse (M^1) est haute, le paracône est un peu plus haut que le métacône mais ces deux denticules sont de volume presque égaux; les denticules secondaires qui les précèdent et les suivent sont peu importants, beaucoup moins que chez l'Ours des cavernes. Du côté labial, le protocône et l'hypocône sont séparés par un tubercule secondaire assez long qui forme une ligne coupante presque médiane; le bord interne de la dent n'est pas vertical comme chez *U. spelaeus*, mais incliné ce qui diminue la surface triturante. Un cingulum mince et bas cerne le bord inférieur et le collet de la dent sous le protocône et le tubercule secondaire qui lui fait suite. La deuxième molaire est allongée, speléenne d'allure générale, mais avec un talon net et bien individualisé; le paracône est haut et large, suivi d'un métacône plus bas, paracône et métacône sont séparés du protocône et de l'hypocône par une zone à relief très finement vermiculé; les mamelons sont à bords mousses sans surface tranchante. Le talon est long, plus étroit que la partie antérieure de la dent et l'on distingue parfaitement l'endroit où il commence, immédiatement en arrière du métacône, ce qui n'est pas visible sur l'*U. etruscus*. La surface triturante de la dent ne présente pas de reliefs denses mais au contraire de larges zones planes à peine réticulées; les denta sont très fraîches, il s'agit donc de leur aspect original. Le cingulum interne, principalement net à la base du protocône et si visible sur l'*U. spelaeus*, n'existe pratiquement pas.

Au point de vue métrique, la M^1 comme la M^2 sont courtes (24 et 40,5 mm de long) et sortent des limites observées par Rüger (1928) sur l'Ours des cavernes; par contre, elles entrent dans celles de l'Ours brun, avec lequel aucun rapprochement morphologique n'est possible et s'intègrent parfaitement avec l'*U. deningeri*.

Le rapport $\frac{\text{largeur } M^1 \times 100}{\text{longueur } M^1} = 73{,}3$, ce qui montre une dent trapue; d'après F. E. Koby (1951) l'Ours étrusque atteint 73,7, l'*U. deningeri* typique 73,1 et l'Ours speléen 68,1.

Si l'on considère comme un caractère important l'allongement et l'élargissement de la M^2 chez les grands Ours quaternaires (cf. Rüger), la mâchoire de cet Ours de l'Escale, dont les dents sont ornées de reliefs mous, présente une nette tendance speléenne.

2. *Le squelette postcrânien* (Tabl. 59, 60, 61 et 62).

a. *Humérus :* Trois extrémités distales d'humérus (B-2062, B-41 et B-3021) présentent un foramen susentépicondylien; un fragment de diaphyse est aussi rapportable à un humérus (B-47) mais il est en très mauvais état. La taille est très inférieure à celle de l'Ours des cavernes et est comparable à l'humérus du squelette d'*Ursus deningeri* d'Hundsheim.

b. *Radius :* deux extrémités distales de radius (B-3200 et B-3905) ont une face articulaire distale un peu plus concave que chez *U. spelaeus* et l'apophyse styloïde est mieux dégagée; il semble que ceci est encore plus accentué sur le radius d'Ours brun de Péchialet (coll. J.P.H., 1954-1) qui me sert de terme de comparaison.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 58. — *Tuberculeuses supérieures des grands Ours quaternaires*

Mesures	*U. deningeri*					*U. spelaeus* différents gisements (Rüger, 1928)		*U. etruscus* Saint Vallier (J. Viret, 1954)	
	L'Escale	Mosbach (Söergel, 1926)		Mauer (Rüger, 1928)					
		Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
M^1									
1. Longueur totale	24,0	23,0–29,1	25,6	24,7–27,0	26,1	25,2–30,6	27,9	18 –22,5	20,4
2. Largeur de la moitié antérieure	17,6	16,7–21,6	18,5	17,4–19,5	18,4	17,0–22,0	19,1	–	–
3. Largeur de la moitié postérieure	18,0	16,8–21,5	18,7	17,1–19,8	18,5	17,1–21,6	19,0	14,5–18,4	16,5
4. Rapport $\frac{3 \times 100}{1}$	73,3	67,9–76,4	73,1	68,9–73,3	70,9	65,5–72,1	68,1	–	–
M^2									
1. Longueur totale	40,5	37,0–50,0	41,9	40,4–45,4	42,3	42,0–48,2	46,2	25,5–33	29,3
2. Plus grande largeur	20,7	19,0–24,5	21,6	19,1–22,0	22,4	21,0–24,3	22,9	15,2–18,8	16,9
3. Rapport $\frac{2 \times 100}{1}$	51,1	46,9–57,3	51,9	47,2–51,8	49,1	46,2–53,7	49,6	–	–
4. Largeur de la dent à l'insertion du talon	16,6	–	–	16,4–17,5	16,9	–	–	–	–

Source : MNHN, Paris

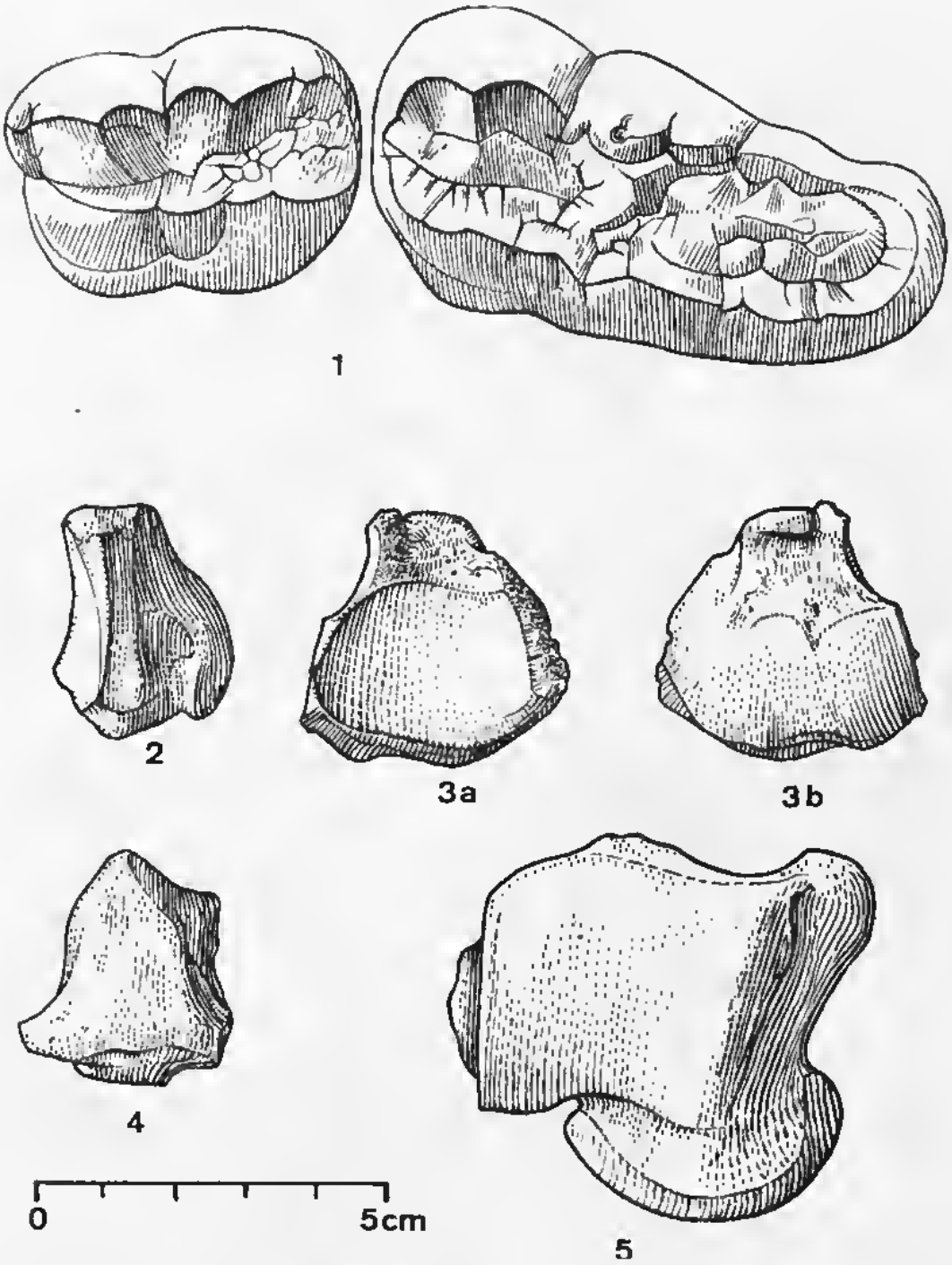


Fig. 49. — *Ursus deningeri*, grotte de l'Escale.

1. M^1 et M^2 droites (B-1297), face occlusale × 2.
2. Magnum droit (B-3254), profil.
3. Naviculaire droit (B-3597). 3*a*. face supérieure; 3*b*. face inférieure.
4. Unciforme droit (B-3263), face antérieure.
5. Astragale droit (B-3069), face antérieure.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 59. — *Os longs des grands Ours quaternaires*

	L'ESCALE			*U. deningeri*				*U. spelaeus*	*U. etruscus*
				Hundsheim (H. ZAPFE, 1949)			Mosbach (H. ZAPFE, 1946)	Gargas coll. IPH	St-Vallier (VIRET, 1954)
Humérus	B-41	B-2062	B-3021						
Largeur de l'extrémité distale	94,0	110,5	97	105	113-103-105		96-98-104-127	138	93,6
Diamètre transversal minimum de la poulie distale	–	65,0	67,0	74	– – –		71-70- 73- 90	95 env.	61 env.
Radius	B-3200	B-3905							
Largeur de l'extrémité distale	68,8	73,0	–	61	64	59	–	76,7	–
Épaisseur de l'extrémité distale	41,0	46,5	–	–	–		–	44,0	–
Cubitus	B-48	B-3187	B-3190						
Largeur transversale des faces articulaires	52,5	–	56,3	52	– – –		50-43-57-53-50	66,2	–
Longueur de l'olécrâne	–	30 env.	28 env.	–	– – –		–	35,5	–
Largeur maxima de l'extrémité distale	–	–	48,4	–	– – –		–	54,0	–
Tibia :									
Largeur extrémité distale	–	–	66,5	64	58- 65		72-83- 66- 67	85,5	51,3
Épaisseur maxima de l'extrémité distale	–	–	39,5	–	–		–	50,8	–

Source : MNHN, Paris

c. *Cubitus :* plusieurs fragments proviennent du cubitus; l'un d'entre eux (B-3190) est un os presque complet; il est d'aspect général plus gracile que chez l'Ours des cavernes, les extrémités sont moins élargies, la diaphyse est plus grêle, les insertions musculaires moins saillantes.

d. *Carpe :* quelques os carpiens sont représentés : un *unciforme* droit (B-3263) est en excellent état (fig. 49); comparé à celui de l'Ours des cavernes de Montgaudier, par exemple, il présente une grande similitude. Contrairement à ce qu'observe F. E. Koby (1952) sur la main de l'Ours de Süssenborn, c'est-à-dire un unciforme plus haut comme chez *U. arctos* mais plus fort que chez ce dernier, l'os carpien de l'Escale est comparable à celui de l'Ours des cavernes : même aspect triangulaire de la face antérieure, même rayon de courbure de la face articulaire en relation avec le pyramydal, même disposition de l'articulation avec le magnum; seule la taille un peu plus réduite à l'Escale les différencie.

Un *magnum* droit (B-3254) s'articule parfaitement avec l'unciforme ci-dessus (fig. 49); il est allongé transversalement comme celui de l'Ours des cavernes et ses mesures (25,5 mm de hauteur, 31,2 mm de longueur maxima, 24,2 mm de largeur de la surface articulaire avec le 3e métacarpien) montrent les mêmes rapports de volume que le magnum d'Ours des cavernes étudié par Koby : 32 - 41 - 32, ce qui est différent de celui de l'Ours brun chez lequel longueur et largeur sont presque égales : 26 - 28 - 23. Comme sur un magnum d'Ours des cavernes provenant de Montfort, l'articulation avec le scapho-lunaire est arrondie et s'incline brusquement vers l'avant en se terminant par un replat antérieur.

Le *scapho-lunaire* gauche (B-57) est de forte taille ; sa surface articulaire radio-cubitale est légèrement convexe comme chez tous les Ursidés; sa face inférieure inclue dans une brèche très dure n'est malheureusement pas étudiable. Vu de profil, il semble que le scapho-lunaire de l'Escale soit plus épais que celui de l'Ours des cavernes.

e. *Les métacarpiens* (Tabl. 60, fig. 50-51).

Ils sont tous représentés sauf le troisième métacarpien.

Le premier métacarpien est court et trapu, mais pas aussi lourd ni aussi long que celui de l'Ours des cavernes. La surface articulaire supérieure est oblique par rapport à l'axe de l'os; elle est allongée dans le sens longitudinal. La diaphyse est plus grêle et les extrémités peu élargies par rapport à l'Ours des cavernes. Au contraire, ces métapodes sont beaucoup plus larges que les métapodes d'*U. etruscus* de Saint-Vallier (Viret, 1954) qui mesure 54 mm de longueur et 8,7 mm de largeur.

TABLEAU 60. — *Métacarpiens des grands Ours quaternaires*

Mesures	L'Escale		*Ursus deningeri*			*Ursus spelaeus* (Coll. t. P. H.)	
			Süssenborn (F.E. KOBY, 1952)	Hundsheim (ZAPFE, 1948)			
M1	B-3153	B-33		Squelette	Métapodes	C	M
Longueur totale	64,4	–	73	59,0	56,5-74	65,5	67,1
Largeur médiane minima	12,9	15,3	14	–	–	14,1	12,1
Largeur extrémité distale	17,2	20,9	–	–	–	–	–
M2	B-16	B-3264				G	G
Longueur totale	81,4	80,5	79 ?	70,5	70-73	78,9	77,9
Largeur médiane minima	17,1	15,0	15,5	–	–	19,0	19,0
Largeur extrémité distale	27,2	22,5	–	–	–	–	–
M4	B-3798	B-3262				Pl	G
Longueur totale	90,5	82,6	90	75 env.	73-84	89,5	87,4
Largeur médiane minima	18,3	15,5	17,5	–	–	17,4	20,5
Largeur extrémité distale	29,9	23,6	–	–	–	–	–
M5	B-3798	B-3252				G	G
Longueur totale	93 env.	83,3	94	76,0	73-85	85,5	87,1
Largeur médiane minima	21,5	15,1	19	–	–	22,5	21,1
Largeur extrémité distale	31,5	26,5	–	–	–	–	–

C = Castillo. G = Gorges. M = Montgaudier. Pl = Placard.

Source : MNHN, Paris

Le deuxième métacarpien (B-16) est identique à son équivalent chez l'Ours des cavernes de Gargas, par contre un autre deuxième métacarpien (B-3264) est plus grêle, et sa diaphyse ainsi que les insertions musculaires sont moins développées, la gouttière antéropostérieure de l'articulation proximale est un peu plus profonde à l'Escale. Dans les deux cas, la largeur de la diaphyse est inférieure.

Le quatrième métacarpien dont j'ai pu déterminer deux exemplaires, est de taille variable; l'un (B-3798) provient d'une patte dont les éléments ont été trouvés en connexion et qui devait appartenir à un Ours de forte taille (mâle?) dont les dimensions sont égales et mêmes supérieures à celles de l'Ours de Süssenborn. L'autre (B-3262), beaucoup plus grêle, a ses extrémités moins larges.

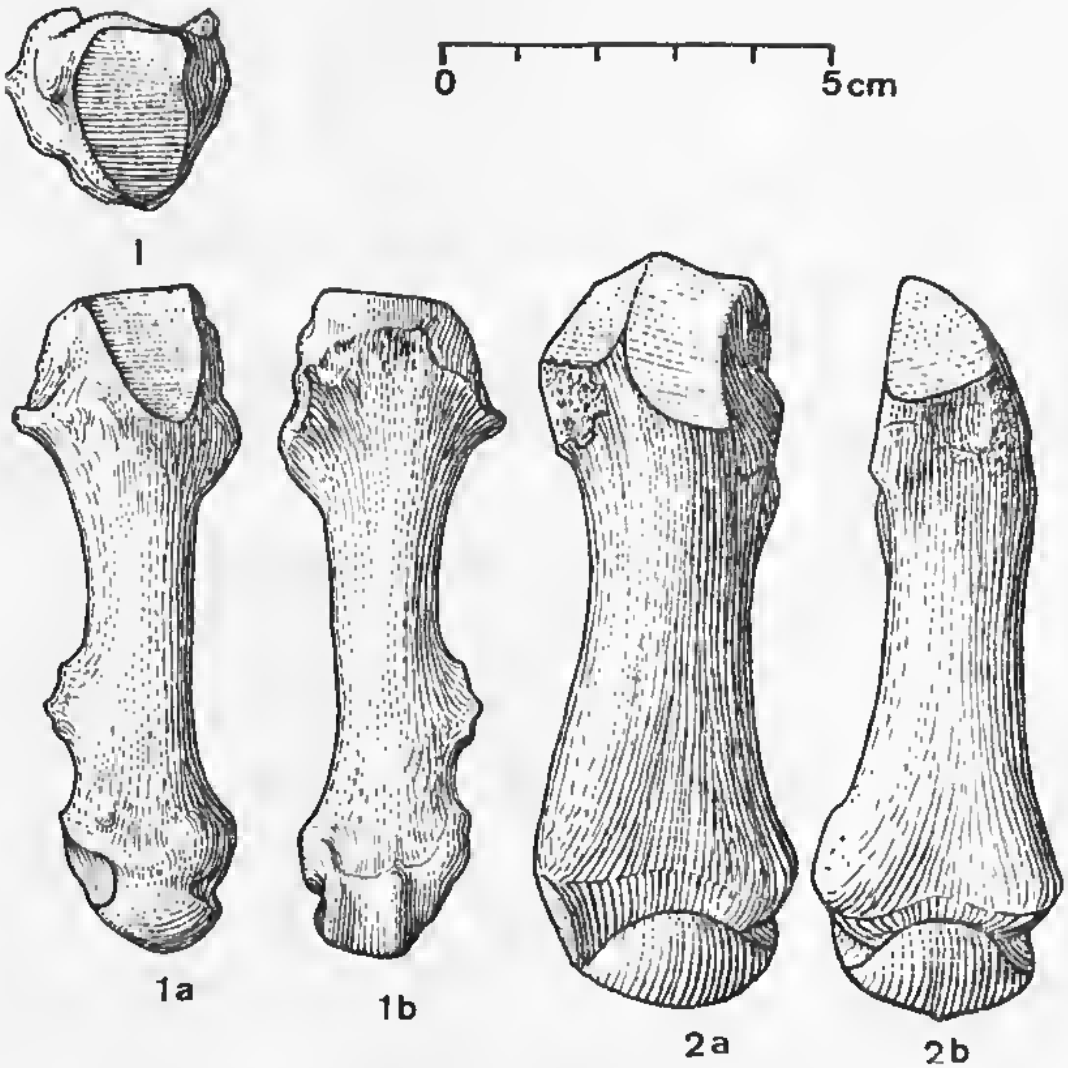


Fig. 50. — *Ursus deningeri.*

1. *Ursus* cf. *deningeri* : premier métacarpien gauche (LVV — limons rouges, 10103), grotte de Lunel-Viel. 1*a*. face supérieure et antérieure; 1*b*. face postérieure.
2. Deux métapodes trouvés en connexion anatomique (B-3798), grotte de l'Escale. 2*a*. cinquième métacarpien droit, face antérieure; 2*b*. quatrième métacarpien droit, face antérieure.

Le cinquième métacarpien trouvé avec le métapode précédent (B-3798) est aussi particulièrement robuste. On n'observe pas l'amincissement du côté externe de la diaphyse qui est visible sur son homologue de l'Ours des cavernes et signalé par L. Ginsburg (1961); il est à peine existant sur B-3262 et pratiquement inexistant sur B-3253; ces deux métapodes sont de longueur supérieure aux deux métapodes d'*U. etruscus* de Saint-Vallier qui mesurent 79,3 et 76 mm de longueur et 15 et 12,9 mm de largeur. La première phalange, qui fait suite au cinquième métacarpien B-3798, est forte, elle mesure 56,8 mm de longueur et 19,5 mm de largeur transversale minima.

Source : MNHN, Paris

Au point de vue métrique, les métacarpiens de l'Escale présentent donc des mesures qui atteignent celles de l'Ours des cavernes mais des largeurs le plus souvent inférieures. Par rapport à l'Ours de Süssenborn, ces métapodes sont soit identiques (B-3264), soit un peu plus larges (B-16 et B-3798) soit plus courts (B-3153 et B-3253).

f. *Tibia* : Deux fragments proviennent d'un même tibia (B-3400), ils dénotent un os assez grêle. L'extrémite distale est différente de celle de l'Ours des cavernes : les deux fortes lignes d'insertion musculaire de la face inférieure de la diaphyse, très visibles chez ce dernier, sont ici à peine esquissées et ne se décèlent qu'au toucher. Par contre, la torsion de la diaphyse, qui est si caractéristique, paraît, autant que l'on puisse juger sur un os incomplet, aussi accentuée que chez le grand Ours des cavernes, de Gargas par exemple (coll. I.P.H.).

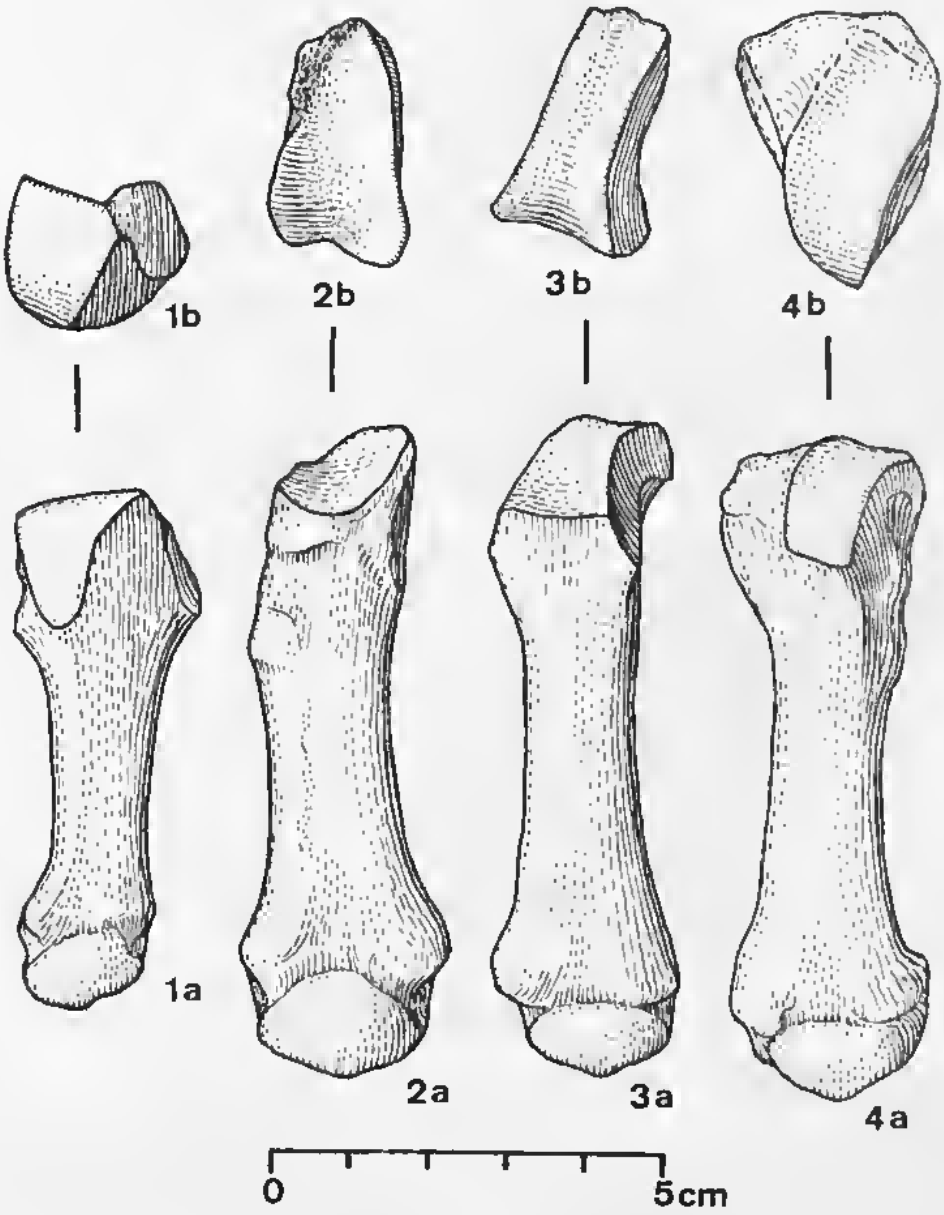


Fig. 51. — Métacarpiens d'*Ursus deningeri*, grotte de l'Esacale.

1. 1er métacarpien droit (B-3153). 1*a*. face antérieure; 1*b*. extrémité proximale.
2. 2e métacarpien gauche (B-16). 2*a*. face antérieure; 2*b*. extrémité proximale.
3. 4e métacarpien droit (B-3262). 3*a*. face antérieure; 3*b*. extrémité proximale.
4. 5e métacarpien droit (B-3253) : 4*a*. face antérieure; 4*b*. extrémité proximale.

Source : MNHN, Paris

g. *Astragale :* il y a trois astragales : deux incomplets (B-3070 et B-3068) et un complet (B-3069) [fig. 49].

Dans les trois cas, il s'agit de tarsiens de taille inférieure à celle de l'Ours des cavernes. Les astragales de l'Escale se différencient par une largeur totale moindre, un col de l'astragale peu net et une surface articulaire proximale étalée et moins individualisée. La forme générale est massive, quadrangulaire et s'inscrit facilement dans un rectangle. Sur la face inférieure les facettes calcanéennes sont un peu plus proches l'une de l'autre, et comme sur l'astragale du squelette d'Hundsheim, il y a confluence entre la facette calcanéenne inférieure et la face articulaire de la tête de l'astragale; ceci se retrouve aussi sur un astragale d'*Ursus deningeri* des collections d'Heidelberg provenant du gisement de Mauer.

h. *Calcaneum :* un calcanéum complet (B-29) atteint la taille de celui de l'Ours des cavernes du Placard ou de Montgaudier. Par rapport à ceux-ci, à longueur égale, le corps du calcaneum est plus large et la facette articulaire distale un peu moins importante.

i. *Naviculaire :* un naviculaire droit (B-3597) est incomplet. La surface astragalienne s'emboîte parfaitement avec l'astragale B-3069. Les facettes articulaires inférieures sont disposées de la même façon que sur un naviculaire d'Ours des cavernes provenant de l'Aurignacien B du Castillo; mais le crochet, vu par la face inférieure est plus large et plus développé sur le tarsien de l'Escale (fig. 49).

j. *Métatarsiens* (Tabl. 61, fig. 52).

Sur le premier métatarsien (B-3260), la morphologie des faces articulaires proximales et distales est identique à celle de l'Ours des cavernes, mais la diaphyse est plus grêle; ceci est vrai pour tous les métatarsiens représentés (le deuxième est absent).

Le troisième métatarsien est représenté par trois éléments dont un (B-17) est incomplet et un autre mal épiphysé (CDEG-2874); la face articulaire distale est un peu moins oblique par rapport à la diaphyse que chez l'Ours des cavernes et le métapode est de taille inférieure. Par contre, la longueur de B-3261 est proche des 78 mm de longueur du troisième métatarsien de l'*U. etruscus* de Saint-Vallier, la largeur est supérieure (12,5 mm à Saint-Vallier).

Un unique quatrième métatarsien (B-3251) atteint la longueur de celui de l'*U. spelaeus* mais la tête articulaire est moins bien isolée de la diaphyse; il existe chez l'Ours des cavernes, une gorge qui sépare la tête articulaire proximale du corps de la diaphyse sur la face antérieure de l'os que je ne retrouve pas chez le fossile. Si la longueur est comparable à celle des troisièmes métatarsiens d'*U. etruscus* de Saint-Vallier, la largeur est supérieure (seulement 11,9 et 12,2 mm à Saint-Vallier).

Enfin, il y a deux cinquièmes métatarsiens (B-3225 et B-14). Par rapport à l'Ours des cavernes, la tête proximale est un peu moins large, la diaphyse n'est pas carénée sur la face antérieure, l'extrémité distale est moins rejetée du côté interne et plus située dans l'axe de l'os. Sur aucun des deux métatarsiens de l'Escale, il n'y a de gorge ou de creusement au-dessus de l'articulation distale comme cela existe fréquemment sur les métatarsiens du grand Ours würmien; par rapport à l'*U. etruscus*, c'est la largeur qui diffère car elle est supérieure à celle observée à Saint-Vallier (10,7 mm).

Ce qui caractérise les métapodes de l'Ours de l'Escale, ce n'est pas la longueur qui paraît très variable mais la largeur qui est toujours supérieure à celle de l'*U. etruscus* et inférieure à celle de l'Ours des cavernes.

k. *Phalanges :* voici à titre indicatif, quelques mesures de phalanges qui sont toutes de forte taille :

Trois premières phalanges : (B-2867, B-3256, B-3252) mesurent 45,7 mm × 12,1; 47,2 mm × 14,5 mm; 46,5 mm × 16,2 mm.

Deux secondes phalanges (B-3265 et B-3048) mesurent 32,8 mm × 13,2 mm et 33,8 mm × 13,0 mm. Elles ont toutes appartenues à des Ours de forte taille mais cependant inférieure à celle de la patte B-3798, qui appartient à un *Ursus deningeri* particulièrement puissant.

B. Comparaisons

Depuis longtemps, on admet que l'*U. etruscus* du Villafranchien est l'ascendant de l'Ours des cavernes.

L'*U. etruscus* du Val d'Arno et d'Olivola (Ristori, 1898), que l'on croyait tout d'abord propre aux gisements villafranchiens d'Italie, s'est révélé par la suite être un élément constant des faunes du Quaternaire inférieur européen; il est présent aussi bien à Tegelen en Hollande (Newton, 1913; Bernsen, 1931; Schreuder, 1945) qu'en Roumanie (Samson et Radulesco, 1963). En France, il est très abondant à Saint-Vallier (J. Viret, 1954), sa présence est reconnue à Sénèze (S. Schaub, 1944), à Perrier-Etouaires (J. Viret, 1954), à Chagny (Mayet et Roman, 1923), à Saint-Prest (Gaudry, 1876 et Bourdier et Lacassagne, 1964), etc.

1. *Historique.*

Au Quaternaire moyen, c'est sans conteste en Allemagne que l'on peut suivre pas à pas la transformation d'*U. deningeri* en Ours des cavernes; Von Reichenau, le premier, a individualisé les restes de Mosbach en 1906 sous

Source : MNHN, Paris

le nom d'*Ursus deningeri*; par la suite, on y a joint les restes de Mauer étudiés par Rüger (1928) qui démontrent la grande variabilité de l'espèce et ceux d'autres gisements allemands comme Jagsthausen, etc. et Hundsheim en Autriche.

Les travaux de Söergel (1926) et de Koby (1952) mettent en évidence certains caractères archaïques plus accentués sur les restes de Süssenborn mais cet Ours est néanmoins considéré comme une sous-espèce d'*U. deningeri* (*U. deningeri süssenbornensis*) par H. Zapfe (1946).

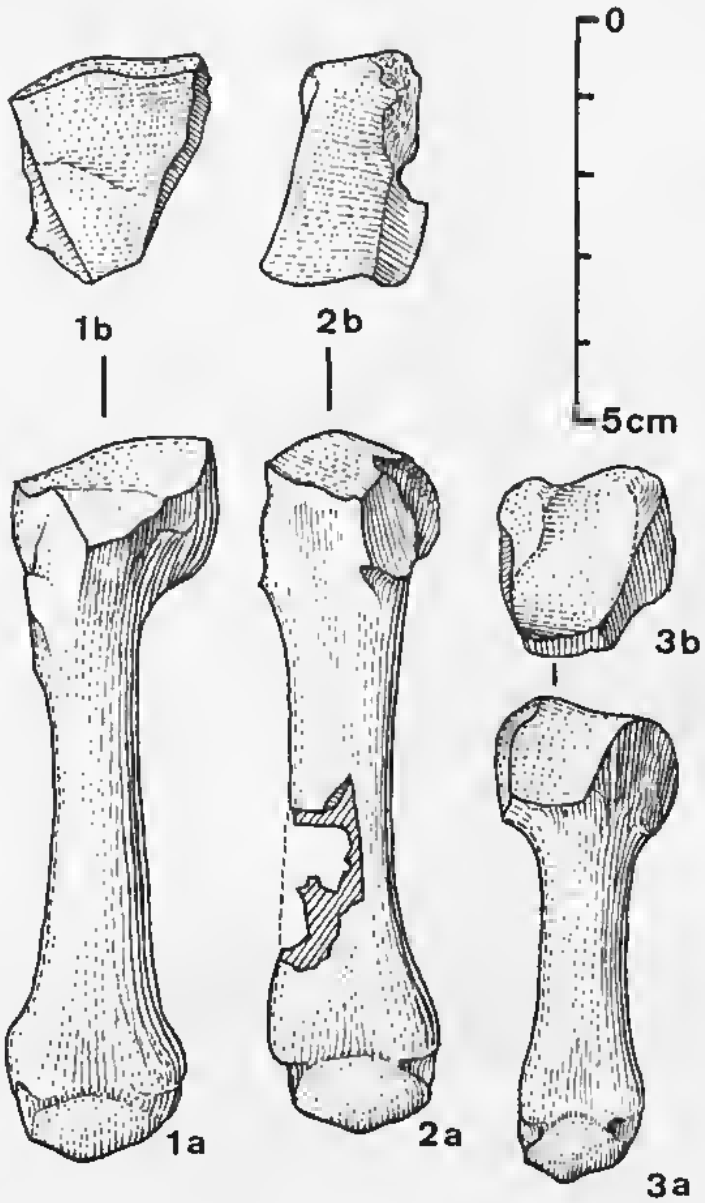


Fig. 52. — Métatarsiens d'*Ursus deningeri*, grotte de l'Escale.

1. 5e métatarsien (B-3225) : 1*a*. face antérieure; 1*b*. extrémité proximale.
2. 4e métatarsien droit (B-3251) : 2*a*. face antérieure; 2*b*. extrémité proximale.
3. 1er métatarsien droit (B-3260). 3*a*. face antérieure; 3*b*. extrémité proximale.

Entre *Ursus etruscus* et *Ursus deningeri*, on peut relever quelques rares restes d'Ursidés comme *U. sackdillingensis* (Heller, 1956) qui paraissent effectivement occuper une position évolutive intermédiaire.

Intermédiaires aussi sont les Ursidés de Jockgrim et d'Eberhach, mais d'après F. Heller (1939) ils sont morphologiquement plus prés d'*Ursus deningeri* que d'*Ursus etruscus*.

Source : MNHN, Paris

C'est donc dans un cadre phylétique relativement bien connu qu'il convient de replacer les restes de l'Escale, afin d'essayer de déterminer à quel stade évolutif ils correspondent.

TABLEAU 61. — *Métatarsiens des grands Ours quaternaires*

Mesures	L'Escale		*Ursus deningeri* Hundsheim (H. ZAPFE, 1948)		*Ursus spelaeus* Coll. I.P.H.	
			Squelette	Métapodes isolés		
P^1	B-3260				G.	C.
Longueur totale	59,5		55,0	51-60	53,5	55,8
Largeur extrémité distale	16,5		–	–	–	–
Largeur médiane minima	12,4		–	–	11,2	13,0
P^3	C,D,E,G-2874	B-3261			Pl.	G.
Longueur totale	83,4	76,5	72,0	68-79	96,5	77,0
Largeur extrémité distale	22,0	20,5	–	–	–	
Largeur médiane minima	14,8	13,9	–	–	14,7	18,1
P^4	B-3251				Pl.	G.
Longueur totale	87,0		79,0	78-87	95,5	83,2
Largeur extrémité distale	22,2		–	–	–	–
Largeur médiane minima	15,0		–	–	14,0	15,7
P^4	B-14	B-3235			G.	G.
Longueur totale	–	91,2	78,0	77-85	86,5	80,4
Largeur extrémité distale	–	23,2	–	–	–	–
Largeur médiane minima	16,3	13,5	–	–	15,0	14,3

G = GARGAS. — C = CASTILLO. — Pl = PLACARD.

2. *Répartition.*

a. *Europe moyenne.*

La répartition d'*Ursus deningeri* couvre l'Allemagne mais aussi toute l'Europe moyenne et certains gisements comme Gombaszög et Varberg en Hongrie, Hundsheim en Autriche, ont fourni des restes plus ou moins abondants considérés respectivement par Kretzoi (1938) comme proches d'*Ursus etruscus*, ou par Zapfe (1946) et M. Mottl (1942) comme appartenant à *U. deningeri* s. s. Mais il faut remarquer qu'en dehors de l'Europe moyenne, *Ursus deningeri* est considéré comme un fossile rare.

b. *Angleterre.*

Il est reconnu qu'*Ursus savini* (Andrews, 1922) du Forest Bed dont les restes sont rares est un *Ursus deningeri* (Ehrenberg, 1929, Heller, 1938 et Zapfe, 1946).

c. *France.*

Stehlin pouvait écrire en 1933 : « Je ne suis pas certain qu'on en ait trouvé en France ». A la suite de cette affirmation il émettait l'hypothèse que « pour des raisons chronologiques », le grand Ours de Solilhac dont il n'existe qu'un débris mal caractérisé pourrait se rapporter à cette espèce, ainsi que l'Ours de la brèche de Santenay décrit par Gaudry en 1892 [1].

1. Il s'agit d'un crâne de petite taille semblable à celui de l'*Ursus spelaeus* par ses bosses frontales, tandis que les tuberculeuses sont intermédiaires entre celles de l'Ours des cavernes et celles de l'*U. arctos*. Il y a également une petite prémolaire à la mâchoire supérieure (Gaudry, 1892).

Source : MNHN, Paris

L'Ours de Montsaunès serait d'après Abel et Kyrle (1931) un *U. deningeri*; celà est probable, sans être certain [1].

Au cours de ces dernières années, on l'a reconnu dans deux sites français : à Achenheim en Alsace, P. Wernert (1957) lui rapporte (avec doute) un astragale droit des sables gris rhénans de la terrasse de Hangenbieten et, sur les dires de W. Freudenberg (1914), un fragment crânien d'un Ours de petite taille dont l'original a été égaré durant la dernière guerre; à Bordes-sur-Lez, G. Astre (1955) a décrit une M_2 isolée.

Les restes de la grotte de l'Escale malgré leur relative pauvreté sont encore à l'heure actuelle parmi les plus caractéristiques car, à côté des dents supérieures, les os longs permettent de se faire une image assez nette du grand Ours fossile du Quaternaire moyen français [2].

C. *Ursus cf. deningeri*

Description du matériel de la grotte de Lunel-Viel :

La campagne de fouilles de 1966 a permis d'exhumer un métapode et une diaphyse fragmentaire d'humérus qui s'ajoutent aux deux canines isolées trouvées précédemment.

1. — *Deux canines* isolées rappellent par leur puissance, les canines d'Ours des cavernes. L'une est en très mauvais état (LVI-2709), l'autre (LVI-2701) est cassée à son extrémité supérieure; elle mesure 22 mm de diamètre transversal mesuré au collet de la dent, ce qui est bien supérieur au diamètre des canines d'*Ursus etruscus* de Saint-Vallier (15,3 mm) et se rapproche du diamètre des canines d'*Ursus deningeri* de Mauer : 20,5-21,3-25,2 mm.

2. — *Un humérus* (10-3690) est facilement reconnaissable à son insertion deltoïdienne très puissante qui saille sur la face antérieure de la diaphyse. L'extrémité distale est cassée au-dessus de l'articulation; à cet endroit elle mesure 88 mm mais celà ne correspond pas à la largeur réelle de l'extrémité distale; en mesurant au même niveau un humérus de l'Escale (B-302), on peut constater que l'humérus de Lunel-Viel est plus fort et le dépasse de 10 mm (fig. 53).

3. — *Le premier métacarpien* gauche provient des limons rouges de la zone V (fig. 50); il est beaucoup plus long (81,7 mm) que son équivalent à l'Escale (64,4 mm), il est aussi plus large (13,4 mm) et montre des exostoses pathologiques de part et d'autre de la diaphyse; on peut cependant voir qu'il ne présente pas l'étranglement médian des métapodes d'Ours des cavernes, ni la diaphyse élancée de l'Ours brun : en réalité, comme le figure Koby (1952), il est comparable au premier métacarpien de l'Ursidé de Süssenborn dont il dépasse la longueur (73 mm); peut-être s'agit-il à Lunel-Viel d'un mâle particulièrement fort?

Il faut remarquer que la grande longueur relative du premier métacarpien par rapport à celle du cinquième métacarpien est un caractère plus arctoïde que spéléen mais la largeur du premier métacarpien de Lunel-Viel est plus proche de celle de l'*U. deningeri*.

4. — *Un arrière-crâne* cassé, en mauvais état, avec une crête médiane développée, provient des limons rouges de la zone V (10084). Il mesure 148 mm de largeur transversale maxima : cette dimension est comparable à celle du

1. Il y a « une trentaine de dents d'Ours appartenant à plusieurs individus de taille variable atteignant parfois celle de nos grands *U. spelaeus*. Les exemplaires de la prémolaire postérieure de la mandibule montrent que cette dent au lieu d'être comme dans l'*U. spelaeus* de forme très large, avec fortes pointes latérales est de forme étroite et sans pointe latérale » (Harlé, 1894).

2. Cinq dents supérieures d'adulte jeune, ont été trouvées au cours des fouilles de 1967. Il s'agit de deux incisives gauches I^1 et I^3 (B-7645 et B-7646), d'une canine gauche, d'une carnassière droite et d'une M^2 gauche. Elles proviennent très probablement du même maxillaire.

La canine mesure 86,5 mm de hauteur totale et le plus grand diamètre de la racine mesure 23 mm; ces mesures sont faibles par rapport à une canine d'*U. deningeri* de Mauer qui mesure 117,3 mm, Rüger (1928). La carnassière (B-7644) n'est pas usée : le protocône est la plus importante des trois cuspides qui sont toutes trois renflées à la base; les deux cuspides postérieures sont reliées entre elles par un cingulum latéral. Malgré sa petite taille (longueur 16,5 mm et largeur 11,5 mm) l'aspect de cette dent n'est pas celui de la carnassière d'*Ursus arctos*, plus effilée, plus tranchante et moins épaissie transversalement. La M^2 présente le même aspect simple et mamelonné que l'autre M^2 décrite ci-dessus mais elle s'en distingue par une taille plus réduite (longueur 36 mm, largeur 18,9 mm, largeur à l'insertion du talon en arrière du métacône 17,1 mm, rapport $\frac{l \times 100}{L} = 52{,}5$), et surtout par un talon mal individualisé, de type etruscoïde. L'apport de ce matériel est important car il permet de confirmer ce que l'étude des métapodes permettait de suggérer : l'*U. deningeri* du Mindel français présente un grand polymorphisme, comme celui du Quaternaire moyen allemand.

On peut considérer qu'actuellement à la grotte de l'Escale on connaît les deux formes extrêmes : l'une tendant vers le type spéléen (B-1297), l'autre conservant certains caractères de l'*U. etruscus* (B-7642). Plus le matériel trouvé sera abondant, plus il sera possible de déterminer avec exactitude le degré d'évolution de la population en calculant le pourcentage des individus présentant des caractères de type spéléen et ceux présentant des caractères de type etruscoïde.

Source : MNHN, Paris

crâne d'*Ursus deningeri* de Mosbach (150 mm) et proche de celle du crâne d'Hundsheim (177,5 mm). Mais cette mesure n'est pas une caractéristique spécifique car un crâne d'Ours des cavernes provenant de l'Aurignacien D du Castillo a aussi une largeur de 150 mm environ.

5. — *Le matériel des collections M. de Serres* déposé au laboratoire de Montpellier n'est pas beaucoup plus caractéristique. Pour E. Harlé, il s'agissait comme à Montsaunès et à Furninha [1] de restes d'*Ursus arctos*, car cet auteur se basait uniquement sur des résultats métriques. En réalité, il avait déjà constaté qu'à ce seul point de vue, une deuxième tuberculeuse supérieure mesurant 44 mm de longueur sortait totalement des limites métriques de l'Ours brun actuel. Or, parmi les éléments de la collection M. de Serres, l'une des M^2 (n° 13) mesure 37,5 mm et l'autre (n° 4) 44 mm, ce qui entre dans les limites de l'*Ursus deningeri* de Mosbach (37,0-50,0 mm); ces deux dents sont très usées, comme d'ailleurs une camassière inférieure (n° 11) qui mesure 24,7 mm × 13 mm et une M_2 (n° 2) qui mesure 27,2 mm × 15 mm; à Mosbach, la M_1 varie entre 24,2 mm et 26,9 mm de longueur et la M_2 entre 25,0 mm et 30,5 mm; enfin, une M_3 avec 24 mm de longueur entre dans les variations observées aussi à Mosbach : 21-27 mm; elle a 16 mm de largeur. Une griffe (n° 16) assez tranchante fait incontestablement penser à l'Ours brun, mais l'on sait que l'*U. deningeri* présente fréquemment des griffes arctoïdes.

6. — *Appartenance spécifique probable :*

En conclusion, le matériel de Lunel-Viel appartient très probablement à ce que les auteurs allemands appellent le « *Deningeri* Formenkreis » ce que nous pourrions traduire par *Ursus deningeri sensu lato*. Il est intéressant de constater que l'Ursidé du Mindel-Riss dans le Midi de la France, n'avait probablement pas encore atteint le stade spécifique *U. spelaeus*; celà ne fait que corroborer les observations des paléontologistes allemands qui considèrent que les plus anciens *U. spelaeus* sont ceux de Steinheim an-der-Murr, décrits par Rode (1933) et qui seraient d'âge Rissien ou Riss-Würm.

D. Conclusions

L'*Ursus deningeri* est une forme transitoire qui paraît ne pas avoir duré très longtemps; comme telle, elle présente des variations métriques importantes. Les restes de l'Escale en sont un exemple. Sans atteindre, ou très rarement, la robustesse de l'Ours des cavernes du Quaternaire supérieur, la taille de l'Ours fossile mindélien couvre la marge métrique qui sépare l'Ours des cavernes de l'Ours étrusque; il se distingue cependant de ce dernier par un épaississement des os longs et de la diaphyse des métapodes, et par une plus grande complexité du relief des tuberculeuses supérieures. Il s'en rapproche, au contraire, par la forme de la M^2 trapue et massive et par l'aspect encore tranchant des tuberculeuses supérieures. En un mot, il représente morphologiquement et métriquement un intermédiaire.

URSUS sp.

Tableau 62.

Grotte de l'Escale :

Cinq métapodes proviennent de la grotte de l'Escale (couche B, c'est-à-dire Mindel supérieur ancien), trois appartiennent à la patte antérieure et deux à la patte postérieure.

Ils ne peuvent pas être rapprochés de l'espèce *U. arctos*, comme nous allons le voir et leur taille est trop réduite pour les attribuer à *U. deningeri*.

A. Description du matériel

1. — *Patte antérieure :* un deuxième métacarpien gauche (B-12) mesure 63,4 mm de longueur ce qui est inférieur de plus de 15 mm au même métapode d'*Ursus deningeri* de l'Escale dans la même couche (80 mm) et de Süssenborn (79 mm, Koby, 1952); il est encore bien plus loin de son équivalent chez l'Ours brun qui mesure 88,5 mm à Maspino (Koby, 1944). La largeur médiane est de 13,5 mm ce qui donne un rapport longueur totale/largeur médiane de 4,6 alors qu'il est de 6,3 chez l'Ours brun et varie entre 4,7 et 5,3 chez *U. deningeri*.

1. Cela permet de penser que ces deux gisements contiennent en réalité de l'*U. deningeri* et non de l'Ours brun; cependant une M^2 de Furninha, qui, selon E. Harlé, mesure 35,8 mm est inférieure aux mesures prises sur *U. deningeri* à Mauer et à Mosbach et relativement proche de l'*Ursus etruscus*; il serait intéressant de reprendre l'étude de ce matériel.

Source : MNHN, Paris

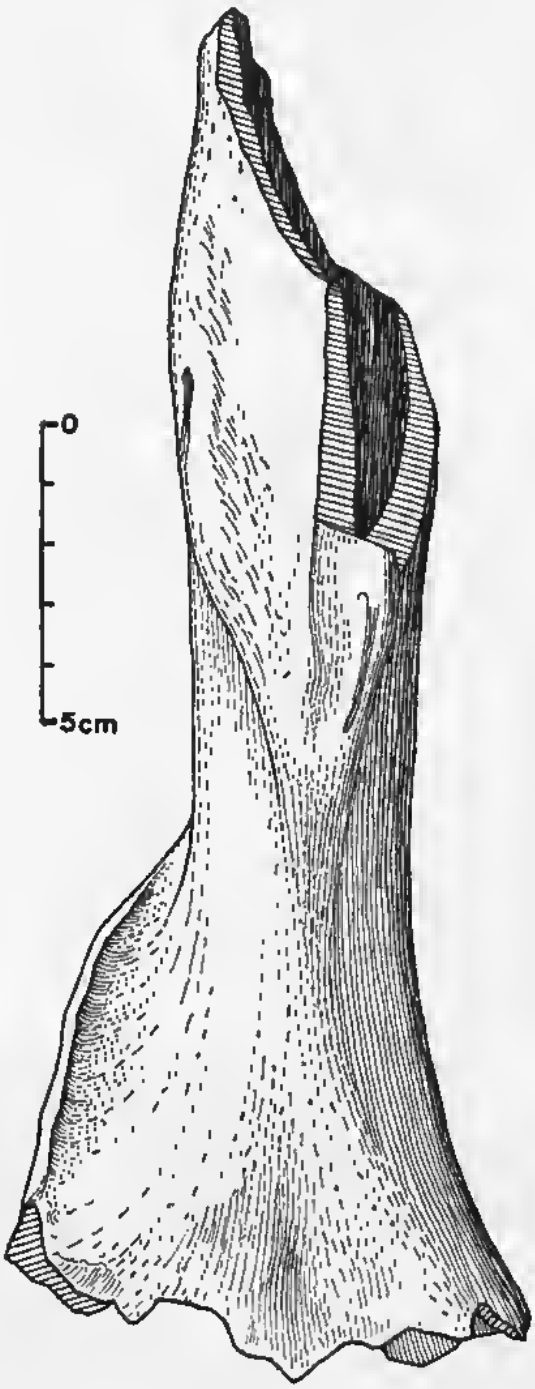


Fig. 53. — *Ursus* cf. *deningeri* : fragment de diaphyse d'humérus (LVI-10-3690), grotte de Lunel-Viel.

Source : MNHN, Paris

Un troisième métacarpien gauche (B-13) se distingue aussi par sa petite taille : 73,9 mm de longueur totale et 12,9 mm de largeur médiane; chez l'Ours brun de Maspino, ce même métapode mesure 87,5 mm et 14 mm de largeur médiane, et chez *Ursus deningeri* à l'Escale, 82,6 mm de longueur, 85 mm environ à Süssenborn. La diaphyse de ce petit métapode de l'Escale présente une légère constriction médiane qui n'existe pas sur les métapodes d'*U. deningeri* (fig. 54).

Un quatrième métacarpien gauche (B-11) mesure 67 mm environ, 13,7 mm de largeur médiane et 19 mm de largeur à l'extrémité distale. Maria Mottl (1942) rapporte à *Plionarctos stehlini* un quatrième métacarpien de Varberg qui mesure 68,8 mm ce qui est tout à fait comparable à celui de l'Escale. L'*Ursus etruscus* a un quatrième métacarpien qui mesure 80 mm environ, l'*Ursus deningeri* de l'Escale et l'*Ursus arctos* de Maspino respectivement 90,5 mm et 91,5 mm, le premier avec 18,3 mm de largeur médiane et le second 14,5 mm; le quatrième métacarpien de ces trois espèces est donc plus robuste.

TABLEAU 62. — *Robustesse comparée des métapodes des Ours de l'Escale*

Mesures		L'Escale		Mixnitz
		U. deningeri	*Ursus sp.*	*U. spelaeus* (H. ZAPFE, 1946)
M1	Longueur	64,4	–	60,5 — 74
	Largeur extrémité distale/longueur	26,7	–	29,3 — 33,7
M2	Longueur	80,5 — 81,4	63,4	70 — 85
	Largeur extrémité distale/longueur	27,9 — 33,4	30,0	32,1 — 36,0
M3	Longueur	–	73,9	75 — 87
	Largeur extrémité distale/longueur	–	27,0	30,9 — 34,5
M4	Longueur	90,5 — 82,6	67,0	76 — 92
	Largeur extrémité distale/longueur	33,0 — 28,5	28,3	30,0 — 34,9
M5	Longueur	93 env. — 83,3	–	79 — 83,5
	Largeur extrémité distale/longueur	33,6 — 31,8	–	30,3 — 37,3
P1	Longueur	59,5	–	55 — 57
	Largeur extrémité distale/longueur	27,5	–	32,7 — 36,8
P3	Longueur	76,5 — 83,4	65,7	71 — 86
	Largeur extrémité distale/longueur	26,7 — 26,3	26,6	26,7 — 32,8
P4	Longueur	87,0	–	79 — 93
	Largeur extrémité distale/longueur	25,5	–	25,3 — 33,3
P5	Longueur	91,2	–	86 — 98
	Largeur extrémité distale/longueur	25,4	–	26,5 — 32,2

2. — *Patte postérieure :* un troisième métatarsien gauche (B-3226) mesure 65,7 mm et 12,1 mm de largeur médiane. Chez l'Ours etrusque de Saint-Vallier ce métapode mesure 78 mm, chez l'*U. deningeri* de l'Escale 83,8 mm et chez l'Ours brun de Maspino 87,5 mm. Seuls les os de la patte postérieure de Mauer décrite par Rüger (1928) comme appartenant à *Helarctos arvernensis* s'en rapprochent; le quatrième métatarsien de Mauer mesure en effet 60,7 mm. Or, le matériel odontologique provenant de ce même gisement et provenant d'un petit Ours, a été rapporté par F. Heller à *Plionarctos stehlini* (fig. 54).

Enfin, un cinquième métatarsien droit (B-1435), en très mauvais état permet cependant de prendre quelques mesures approximatives; il mesure 78 mm de longueur totale et 12 mm de largeur médiane. Chez *U. deningeri* du même gisement, le même métapode mesure 91,2 mm de longueur et chez l'Ours brun de Maspino 92,5 mm. Le métapode de *Plionarctos stehlini* de Mauer mesure 68,1 mm seulement, celui de l'Escale se rapproche des 77 mm de celui de l'*U. etruscus*, mais chez ce dernier le métapode est un peu plus grêle puisqu'il mesure 10,7 mm de largeur médiane.

B. Appartenance spécifique

Il est normal de penser à rapporter ces petits métapodes, comme le font certains auteurs germaniques, au sous-genre *Plionarctos*, bien que le gisement de l'Escale n'ait pas livré de restes dentaires de ce genre. Mais un doute sérieux s'élève quand, nous allons le voir plus loin, on constate que chez certaines femelles

Source : MNHN, Paris

d'Ours spéléen du Quaternaire supérieur comme l'Ours de Gargas (variété *minor* de M. Boule), la longueur des métapodes est nettement inférieure à celles des grands individus mâles; la variation intra-spécifique est alors très importante. On peut se demander, dans le cas des petits métapodes de l'Escale qui dénotent des pattes relativement lourdes, s'ils ne proviendraient pas tout simplement de petites femelles d'*U. deningeri*.

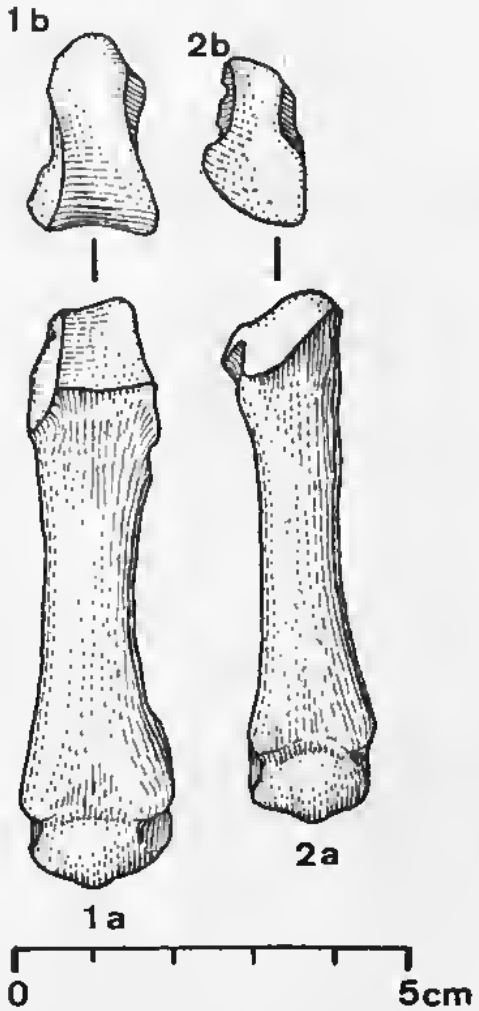


Fig. 54. — *Ursus* sp., grotte de l'Escale.

1. 3e métacarpien (B-13) : 1*a*, face antérieure; 1*b*, extrémité proximale.
2. 3e métatarsien (B-3226) : 2*a*, face antérieure; 2*b*, extrémité proximale.

On peut d'ailleurs remarquer que les gros métapodes présentent entre eux de très grandes variations de la longueur : par exemple, le cinquième métacarpien mesure 83,3 mm et 93 mm, le troisième métatarsien 83 et 76 mm. Comme il ne faut cependant pas éliminer la possibilité qu'ils puissent appartenir au petit *Pliarctos* du début du Mindel, dont on connaît très mal le squelette, je pense raisonnable de les désigner par *Ursus* sp. tant que le gisement de l'Escale n'aura pas livré d'autres restes permettant de relier plus sûrement dentition et squelette.

Source : MNHN, Paris

URSUS SPELAEUS Rosenmüller, 1794

Tableaux 63, 64, 65,

La présence de l'Ours des cavernes dans les gisements du Quaternaire supérieur, dans le Midi de la France, est fréquente au Würmien et plus rare au Rissien.

A. Les gisements du Rissien et du Riss-Würm

1. *L'Observatoire.*

Dans le Sud-Est de la France, le seul gisement Rissien ayant fourni probablement de l'Ours des cavernes est la grotte de l'*Observatoire* (M. Boule et de Villeneuve, 1927). Le remplissage couvrait une partie du Rissien (Rissien terminal) et montait jusqu'au Würm récent; il a fourni une faune abondante; malheureusement, il est impossible à l'heure actuelle de savoir exactement de quel niveau proviennent les différents restes d'Ours des cavernes [1].

Il est donc nécessaire de déborder le cadre du Sud-Est pour avoir des idées plus claires.

2. A *Châtillon-Saint-Jean*, C. Chauviré (1962) ne dispose que d'un fragment de bassin gauche et d'une I^3 qu'elle ramène, sans conviction aucune, à *U. spelaeus*.

3. A *Fontéchevade*, C. Arambourg (1958) a déterminé *Ursus spelaeus*. D'après les figures, la M^1 (fig. 9, pl. XIV) présente une large zone médiane couverte de vermiculations et il n'apparait aucune convergence des bords externes et internes; la M^2 avec 48 mm environ de longueur se tient dans les limites de l'Ours des cavernes et le relief mammelonné et touffu de son talon confirme son appartenance spécifique.

4. *En Dordogne*, dans la faune des couches du Riss III de *Combe-Grenal* les Ursidés manquent complètement (F. Bordes et F. Prat, 1965), par contre les auteurs signalent « un Ursidé à caractères spéléoïdes parfois peu accusés » dans les niveaux rissiens du *Pech de l'Azé* (probablement Riss I et II).

5. Enfin, dans les niveaux rissiens d'*Achenheim* (P. Wernert, 1957) les restes sont trop pauvres pour être caractéristiques.

Ceci revient à constater qu'en France, le passage *Ursus deningeri-Ursus spelaeus* nous échappe, pour l'instant, complètement, et l'on ne peut que constater ces faits extrêmes : *Ursus deningeri* est sûrement présent à la fin du Mindel, probablement à l'interglaciaire suivant (Mindel-Riss), et *Ursus spelaeus* le remplace au Würmien. Il est d'ailleurs probable que la succession exacte en France et la charnière entre les deux espèces soit livrée plutôt par les gisements du Sud-Ouest (Charente et Dordogne) qui paraissent contenir plus de restes d'Ours, que par ceux du Sud-Est.

B. Les gisements würmiens du Sud-Est de la France

1. *Répartition.*

On constate sur une carte de répartition de l'Ours des cavernes würmien sa relative abondance dans l'ensemble des grottes du Gardon. J. Ulysse-Dumas (1944) le cite dans les faunes de la Baume de Payan, de la grotte de Seynes, de la Vigne Sauvage, de Labry, de Mialet, des Chèvres, à la brèche de la Tessonne, à la grotte de l'Hirondelle de Firolles, à la Baume-Longue, la Sartanette et à Saint-Vérédème.

M. Paulus (1945) et C. Tron l'ont rencontré à Campefiel et à la Baume Latronne; je l'ai moi-même étudié parmi la faune de la Balauzière (1960). Tous ces gisements sont situés dans la vallée inférieure du Gardon.

Entre cette zone géographique entièrement située à l'Ouest du Rhône et les grottes de Grimaldi, du Cap Roux et la brèche du Mont du Château, sur le littoral à l'Est de la vallée du Var, aucun reste d'Ours des cavernes n'a été rencontré : la Provence proprement dite représente une lacune. Il faut remonter bien au Nord de la Durance dans les environs du Mont Ventoux, à la grotte de la Vallescure (Vaucluse), pour trouver entre le Rhône et le Var des restes d'*Ursus spelaeus* (S. Gagnière et L. Germand, 1934) würmiens : ils sont alors plutôt intégrés à l'ensemble géographique de la vallée du Rhône qu'à la Provence proprement dite.

1. Les niveaux rissiens de la grotte du Lazaret ont fourni une faune à dominance de Cervidés, dans laquelle le seul Ursidé signalé a été rapporté par H. de Lumley (1965) et S. Gagnière (1957, 1959) à *U. arctos*.

Source : MNHN, Paris

Les restes d'Ours des cavernes des grottes du Gardon (Tabl. 63, 64).

L'étude métrique en a été faite il y a quelques années par M. Paulus; cette étude porte sur des éléments provenant de Mialet, Baume-Longue, la Latrone, Campefiel, grotte Bayol, la Sartanette et la grotte des Camisards (près de Sumène).

La morphologie des dents de l'Ours des cavernes de la vallée du Gardon est tout à fait comparable à celle de l'Ours des cavernes allemand, et les variations métriques recouvertes par les dents supérieures et inférieures, comparées à celles des dents d'Ours des cavernes de différents gisements allemands étudiés par Von Reichensu (1906) et complétées par les données d'H. Zapfe (1946), permet de conclure à un parallélisme évident.

Sur une dizaine de maxillaires supérieurs étudiés, il faut noter qu'un seul, le n° 26, qui provient de la grotte de Campefiel, présente un alvéole de P^3; tous les autres n'ont pas de prémolaire antérieure à la mâchoire supérieure. Le crâne mesure 430 mm et appartient donc à un individu de taille moyenne pour un Ours des cavernes.

TABLEAU 63. — *Crânes et maxillaires supérieurs d'Ours des cavernes würmiens du Sud-Est de la France*

Mesures	Grottes du Gardon (M. PAULUS, 1945)		Différents gisements allemands (V. REICHENAU, 1906 (1) et H. ZAPFE, 1948 (2))	
	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
Crâne				
Longueur condylo-basale	421-442	430	402-462[2]	–
Maxillaire supérieur				
P^4 Longueur	17,5-22,0	20,0	17,2-23,7[2]	–
Largeur	12,0-17,0	14,8	– –	–
M^1 Longueur	26,5-33,0	29,1	25,2-30,6[1]	27,9
Largeur	18,0-22,5	20,1	17,0-22,0[1]	19,1
M^2 Longueur	42,6-49,5	45,3	42,0-48,2[1]	46,2
Largeur	21,5-24,0	23,3	21,0-24,3[1]	22,9

En ce qui concerne les membres, j'ai porté sur le même tableau les mesures des Ours du Gardon et ceux du gisement allemand de Mixnitz (Tabl. 65). On voit très vite que la longueur totale de certains os longs est parfois inférieure aux extrêmes enregistrés en Allemagne; c'est le cas d'un humérus de Campefiel, d'un radius de la Baume-Longue, d'un cubitus et de trois tibias de Campefiel, de deux tibias de la Baume-Latronne. Au point de vue longueur totale, ces os rentrent dans les marges d'*Ursus deningeri*; cependant, leur indice de massivité (largeur de l'épiphyse/longueur totale), quand on peut le calculer, est caractéristique de l'Ours des cavernes : aucune confusion n'est possible avec le squelette plus gracile d'*Ursus deningeri* qui présente un indice de massivité des tibias variant entre 30,2 et 31,1 à Mosbach et atteignant 32,3 à Hundsheim. Dans le cas de l'Ours des cavernes des grottes du Gardon ce sont les plus petits tibias qui présentent le plus fort indice (36).

L'ensemble de l'étude métrique avait conduit M. Paulus à identifier l'Ours des grottes du Gardon avec la petite forme d'Ours des cavernes décrite par Gaudry et Boule (1892) à Gargas et à conclure qu'il s'agissait d' « une seule race d'Ours avec des individus normalement constitués et d'autres probablement en voie de dégénérescence ». Je suis tout à fait d'accord avec une partie de cette conclusion : il est en effet probable que les Ours de la vallée du Gardon, qui ne sont pas strictement contemporains les uns des autres, portent en eux les signes d'une espèce en voie de dégénérescence (plus petite taille, fortes exostoses, mortalité des

Source : MNHN, Paris

jeunes à l'âge du changement de dentition); mais je ne pense pas qu'il faille pour celà les assimiler à la race *minor* de M. Boule dont la petite taille revêt pour moi une toute autre signification, comme nous allons le voir plus loin.

TABLEAU 64. — *Maxillaires inférieurs d'Ours des cavernes würmiens du Sud-Est de la France*

Mesures	Grottes du Gardon (M. PAULUS, 1945)		Différents gisements allemands (V. REICHENAU, 1906 (1) et H. ZAPFE, 1946 (2))	
	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
Longueur totale de la mandibule	290-350	306	276-353 [2]	–
P_4 Longueur	15,0-17,5	16,1	13,0-18,5 [1]	15,0
Largeur	9,5-12,0	10,7	8,0-11,2 [1]	9,6
M_1 Longueur	28,5-32,0	30,0	25,4-33,1 [1]	28,9
Largeur	14,0-15,1	14,7	11,5-16,5 [1]	14,1
M_2 Longueur	28,9-31,5	31,1	28,2-35,6 [1]	30,8
Largeur	18,3-20,0	18,7	16,4-21,1 [1]	18,2
M_3 Longueur	24,0-29,8	27,0	21,3-32,4 [2]	–
Largeur	17,5-21,5	18,4	– –	–

TABLEAU 65. — *Os longs d'Ours des cavernes würmiens du Sud-Est de la France*

Mesures	Grottes du Gardon (M. Paulus, 1945)	Mixnitz (H. Zapfe, 1946)
Longueur totale de l'humérus	370-450	388-456
Longueur totale du radius	282-318-347	317-356
Longueur totale du cubitus	330-337	334-414
Longueur totale du fémur	390-400-418-423-426	388-501
Pourcentage de la largeur de l'extrémité distale par rapport à la longueur	24-23-22-22-21	21,9-24,3
Longueur totale du tibia	260-261-264-275-285-312	295-323
Pourcentage de la largeur de l'épiphyse proximale par rapport à la longueur	34-36-34-32-32	32,8-36,9

3. *L'Ours des cavernes de Grimaldi.*

Il rappelle par ses caractères l'Ours de la vallée du Gardon « animaux de taille relativement faible et ressemblant plus, à cet égard, à la petite race dont Albert Gaudry et moi avons publié la description qu'à la grande race... mais les mâchoires (supérieures) de Grimaldi ne présentent, immédiatement après la canine, aucune trace d'alvéole pour la première prémolaire » (M. Boule, 1906). Cette dernière remarque ajoutée au fait que l'argile de la couche 6 a fourni des éléments de grande taille tout à fait semblables aux grands *U. spelaeus* typiques, permet de penser que les Ours des cavernes de Grimaldi s'intègrent facilement à l'espèce *U. spelaeus*, et que l'apparente petite taille des sujets provient d'une grande abondance d'individus femelles.

Source : MNHN, Paris

C. Le problème du petit Ours des cavernes de Gargas

Il vient d'être fait allusion à cette forme particulière d'Ours des cavernes, aussi m'a-t-il paru nécessaire d'en reprendre l'étude.

C'est Gaudry et Boule qui, en décrivant le matériel des oubliettes de Gargas [1], ont les premiers mis en évidence la présence d'Ours des cavernes de petite taille. Par la suite, cette race fut d'abord considérée comme une variété géographique (Stehlin), puis comme un *U. spelaeus* classique dont la petite taille signifiait simplement qu'il s'agissait d'une femelle (Koby, par exemple).

L'étude du squelette exposé au Muséum d'Histoire naturelle de Paris permet de mettre en évidence quelques faits intéressants.

1. *Crâne et dentition supérieure.*

Le *crâne* montre des bosses frontales relativement développées mais moins que chez *U. spelaeus;* il porte une forte dépression des nasaux, des crêtes sagittales modérées (femelle?) et un palais étroit et court (205 mm de longueur totale). Sur un crâne d'*Ursus arctos* de Pechialet, le palais mesure 170 mm de long et sur un crâne d'Ours des cavernes typique de la grotte (et non des oubliettes) de Gargas : 250 mm.

Les dents supérieures, très fraîches, sont celles d'un jeune adulte. Un diastème de 22,5 mm de long sépare une canine modérément développée (23,9 mm au collet) de l'alvéole de la P^3. La P^4 est acérée avec des denticules tranchants, elle est insérée obliquement avec un talon gonflé comparable à celui de l'*Ursus arctos.* Les deux tuberculeuses permettent, grâce à leurs ridulations denses et serrées, de classer sans hésitation le fossile dans l'espèce *spelaeus*; la M^1 présente, du côté labial, un parastyle et un métastyle tranchants précédés par un denticule antérieur net et suivis par un denticule postérieur un peu moins important; le protocône et l'hypocône sont moins développés et séparés par une cuspide médiane intermédiaire. Il y a une légère convergence des deux lignes tranchantes, beaucoup moins nette que chez *U. deningeri,* beaucoup moins accentuée que chez *Ursus spelaeus.*

La M^2 possède un talon allongé couvert de ridulations très denses, précédé par un paracône et un métacône bien développés et un protocône bas. Il n'existe aucune séparation entre le talon et la partie antérieure de la dent, comme cela est fréquent chez l'Ours des cavernes. Par contre, un cingulum épais cerne la base du protocône.

L'aspect assez tranchant de ces dents est associé à des caractères très spéléens comme le développement du talon de la M^2, les ridulations très denses de la surface des tuberculeuses, la présence des denticules antérieurs et postérieurs puissants.

Au point de vue métrique, la P^4 mesure 20,5 × 14,6 mm et se situe nettement au-dessus des variations d'*Ursus deningeri* (17,1 × 14,0 à Mauer, Rüger, 1928); il en est de même pour la M^1 et M^2 qui mesurent respectivement 47 × 22,5 mm et 27 × 20,0 mm, ce qui est la limite extrême d'*Ursus deningeri* qui atteint 50 mm × 24,5 mm et 27 × 19,5 mm, mais correspond aux moyennes observées par Rüger sur l'Ours des cavernes würmien (46,2 × 22,9 mm pour la M^2 et 27,9 × 19,1 mm pour la M^1).

2. *Mandibule et dentition inférieure.*

En ce qui concerne la mandibule on peut observer une fosse massétérienne moins profonde que sur l'Ours des cavernes.

La dentition inférieure est très fraîche. Le diamètre de la canine inférieure est de 17,5 mm, le diastème qui la suit mesure 43,5 mm. La P_4 est courte mais tranchante, la M_1 possède un paraconide bas suivi d'un protoconide tranchant qui porte un métaconide dédoublé. Le talonide bas qui leur fait suite est couvert de ridulations. La M_2 est quadrangulaire et porte des tubercules émoussés mais nombreux, le talonide est séparé du trigonide par une constriction médiane; la M_3 est de structure complexe, entièrement recouverte par des ridulations qui forment des mammelons. Au point de vue métrique, les longueurs de P_4 (16,5 mm), de M_1 (29,5 mm), de M_2 (29,2 mm) et de M_3 (26,2 m) sortent des limites observées sur *U. deningeri* et entrent dans celles d'*Ursus spelaeus.* Là encore, comme sur les dents supérieures la vigueur des cuspides et leur caractère tranchant est évident.

3. *Le squelette postcrânien.*

Il présente un peu moins d'intérêt du fait qu'il est hétérogène. L'humérus avec 360 mm de longueur totale n'atteint pas les 388 mm minimum observés sur l'Ours des cavernes de Mixnitz, par exemple; le radius est extrêmement court (260 mm), le fémur se situe à la limite inférieure (380 mm) de la taille de celui de l'Ours des cavernes de Mixnitz (388 mm) et le tibia, avec 230 mm, paraît tout à fait aberrant [2].

1. Qu'il ne faut pas confondre avec la grotte de Gargas.

2. En réalité, H. Zapfe signale que le gisement de Mosbach a livré un tibia très spéléen qui mesure aussi 231 mm et 80 mm de largeur proximale. Il serait néanmoins nécessaire de pouvoir vérifier la détermination exacte de cet os sur le squelette de Gargas, ce que l'on ne peut pas faire sur un squelette monté.

Source : MNHN, Paris

Les métapodes, comme les os longs se situent à la limite extrême inférieure des indices de l'Ours des cavernes, leur longueur est en général plus réduite que chez celui-ci.

Le calcul des indices de massivité démontre qu'il s'agit d'un Ours des cavernes aux doigts courts mais déjà massifs ; même calculés approximativement, ils sont déjà dans les limites des variations métriques observées sur l'Ours des cavernes de Mixnitz qui me sert de terme de comparaison.

L'intérêt de l'animal de Gargas vient du fait qu'il présente encore certains caractères archaïques comme la petite taille, le caractère moins omnivore de la dentition, les bosses frontales un peu atténuées et la présence de la P^3 à la mâchoire supérieure. Comme Gaudry et Boule l'écrivaient en 1876 « il se pourrait que des deux races d'*Ursus spelaeus* la petite fut la plus ancienne. Ce qui tendrait à le faire croire c'est sa taille moindre et la persistance plus fréquente d'une petite prémolaire ». Dans le cadre phylétique que l'on admet actuellement, l'Ours de Gargas représente par certains traits un intermédiaire : au point de vue métrique, il est à la limite inférieure de l'Ours des cavernes et plus proche d'*Ursus deningeri*, au point de vue morphologique dentaire, on peut le considérer comme un Ours des cavernes accompli.

TABLEAU 66. — *Métapodes de l'Ours des cavernes de Gargas*

Métapodes	Ours de Gargas			*U. spelaeus* (Mixnitz) (1)	
	Longueur approximative (2)	Largeur ext. distale	Indice l/L (2)	Longueur totale	Indice l/L
Mc 1	50 (?)	21,2	42 (?)	60–74	29,3–33,7
Mc 2	61,5	22,0	35	70–85	32,1–36
Mc 3	73	22,0	30	75–87	30,9–34.5
Mc 4	70	24,0	34	76–92	30,0–34,9
Mc 5	78	25,5	32	79–83,5	30,3–37,3
Mt 1	47	17	36	55–57	32,7–36,8
Mt 2	60	20	33	68–77	30,8–34,2
Mt 3	73	19,5	26	71–86	26,7–32,8
Mt 4	74	19,5	26	79–93	25,3–33,3
Mt 5	77	23	29	86–98	26,5–32,2

(1) D'après H. ZAPFE, 1946.

(2) Les pattes étant montées il s'agit de la longueur prise sur la face supérieure et non de la longueur maximale. Les indices sont donc légèrement supérieurs à la réalité.

Deux explications, qui se complètent plutôt qu'elles ne s'opposent, sont alors possibles : pour Ehrenberg (1942) et Zapfe (1946) la petite forme d'Ours des cavernes est une forme steppique dans laquelle on peut aussi ranger l'Ours de Salzofen et l'*U. spelaeus rossicus* Borissiak du Caucase du Nord. En ce qui concerne l'Ours de Gargas, une seconde hypothèse peut-être suggérée : il pourrait s'sgir d'une forme archaïque d'Ours des cavernes que l'on classerait volontiers au début ou au milieu du Rissien; à l'appui de cette hypothèse, il faut noter que le petit Ours a été trouvé avec des mandibules de *Crocuta spelaea* dont la carnassière inférieure présente en majorité un métaconide comme celà se voit sur *C. spelaea intermedia* de Lunel-Viel (Mindel-Riss) [1]. Même si le squelette de Gargas est celui d'une petite femelle, l'association de dents très évoluées et d'un squelette qui l'est beaucoup moins est évidente. Il n'est d'ailleurs pas impossible qu'il y ait à l'origine de cette persistance de caractèrca archaïques une raison climatique : un environnement steppique, par exemple.

1. Pour confirmer ou infirmer ces explications, de nouvelles fouilles faites à Gargas, seraient indispensables.

Source : MNHN, Paris

La présence du petit Ours des cavernes de Gargas, localisée dans un niveau probablement rissien, peut permettre d'imaginer que certains Ours sont arrivés au stade évolutif d'*U. spelaeus* en suivant peut-être une voie différente de celle que l'on connaît chez les grands Ours allemands. On peut envisager, à titre d'hypothèse, la possibilité d'une évolution sur place d'un groupe d'*U. etruscus* villafranchien.

En attendant, il serait nécessaire de ne plus confondre la petite et la grande forme d'Ours des cavernes et d'employer la nomenclature trinominale de Gaudry et Boule en donnant au troisième terme (*minor*) une valeur sous-spécifique.

D. Évolution et disparition de l'Ours des cavernes dans le Midi de la France

Comme le montre de façon nette l'importance relative de l'Ours des cavernes dans les différents niveaux de la Balauzière (M. F. Bonifay 1960 et 1967) cette espèce n'a pas résisté à la vague de froid intense du Würm III; sa courbe de répartition s'arrête net après le niveau IV, dernier niveau à industrie moustérienne daté de la fin du Würm II. Il semblerait cependant, d'après Koby (1944), qu'il ait survécu jusqu'à la fin du Magdalénien dans le Jura. Son extinction en Europe méridionale a probablement été totale dès la fin du Würmien.

URSUS ARCTOS L.

Tableaux 67, 68, 69, 70.

L'Ours brun est un élément relativement rare de la faune quaternaire dans le Sud-Est de la France. Il existe une forme de taille réduite à laquelle M. Boule avait donné le nom d'*Ursus prearctos*, et par laquelle nous commencerons cette étude.

A. Formes archaïques d'Ours brun : *Ursus prearctos* M. Boule (fig. 55) [tableaux 67, 68, 69]

Les éléments du Sud-Est que l'on peut rapporter à cette forme sont rares et proviennent en majorité de la grotte du Prince, sans indication stratigraphique très précise; on peut y joindre deux dents de la grotte de Rigabe, niveau Riss II [1].

1. *Grimaldi* (fig. 55) : j'ai complété par une étude métrique (M. F. Bonifay, 1962) les données morphologiques de M. Boule. Pour cet auteur, les restes du petit Ours de Grimaldi étaient très proches de l'*Ursus etruscus* villafranchien et si ce n'était que l'on ignore s'il possède ou non des prémolaires antérieures, cet auteur l'aurait identifié à l'espèce villafranchienne.

Le matériel de la grotte du Prince est très fragmentaire et consiste principalement en dents isolées.

a. *Dents supérieures.*

Parmi les dents supérieures, il y a plusieurs M^2 dont une a été figurée planche XXX, figure 11 (n° 984) de la monographie de M. Boule. Cette dent est caractérisée par sa simplicité de structure et le peu d'importance de son talon qui est moins développé que chez *U. arctos;* la forme de celui-ci est très variable : triangulaire et pointu chez certaines dents comme le n° 973, au contraire ramassé et peu important sur la dent n° 984 figurée par Boule. Un fragment de mâchoire supérieure gauche, qui provient du foyer F, porte une canine dont le diamètre au collet mesure 19,5 mm, et les trois incisives. La prémolaire antérieure est la P^3 en forme de bouton; elle est séparée de la canine par un diastème de 20,2 mm et il n'y a aucune trace de P^2 et de P^1; la P^4 qui suit est incomplète et son talon seul est bien visible, il est relativement peu développé. La dent devait avoir une forme assez allongée (fig. 10, pl. de M. Boule).

b. *Les dents inférieures.*

Les dents inférieures du fragment de mandibule n° 961 révèlent par contre une relative complexité : la M_3 est de forme presque ronde, alors que sur le fragment 968, elle est un peu plus allongée vers l'arrière et plus grosse. Ce dernier fragment est particulièrement intéressant car il porte P_4 et les 3 molaires ce qui

1. Les fouilles de Grimaldi ont été reprises en 1965 par l'équipe de chercheurs du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco dirigée par L. Barral et S. Simone; celles de Rigabe sont aussi en cours.

Source : MNHN, Paris

permet de calculer la longueur relative des dents. La P_4 est forte avec une pointe unique située antérieurement : elle représente 51 % de la longueur de la carnassière inférieure et 59 % sur le fragment 994. Sur le fragment n° 968 la M_1 est allongée, cassée du côté interne; elle possède un métaconide dédoublé et un talonide qui parait fortement gonflé; elle est légèrement moins longue que la tuberculeuse. On peut vérifier sur le fragment de demi-mandibule droite n° 994, que la carnassière présente un talonide puissant, fortement gonflé, de type arctoïde. La différence entre la largeur antérieure du trigonide et celle du talonide atteint 2 mm.

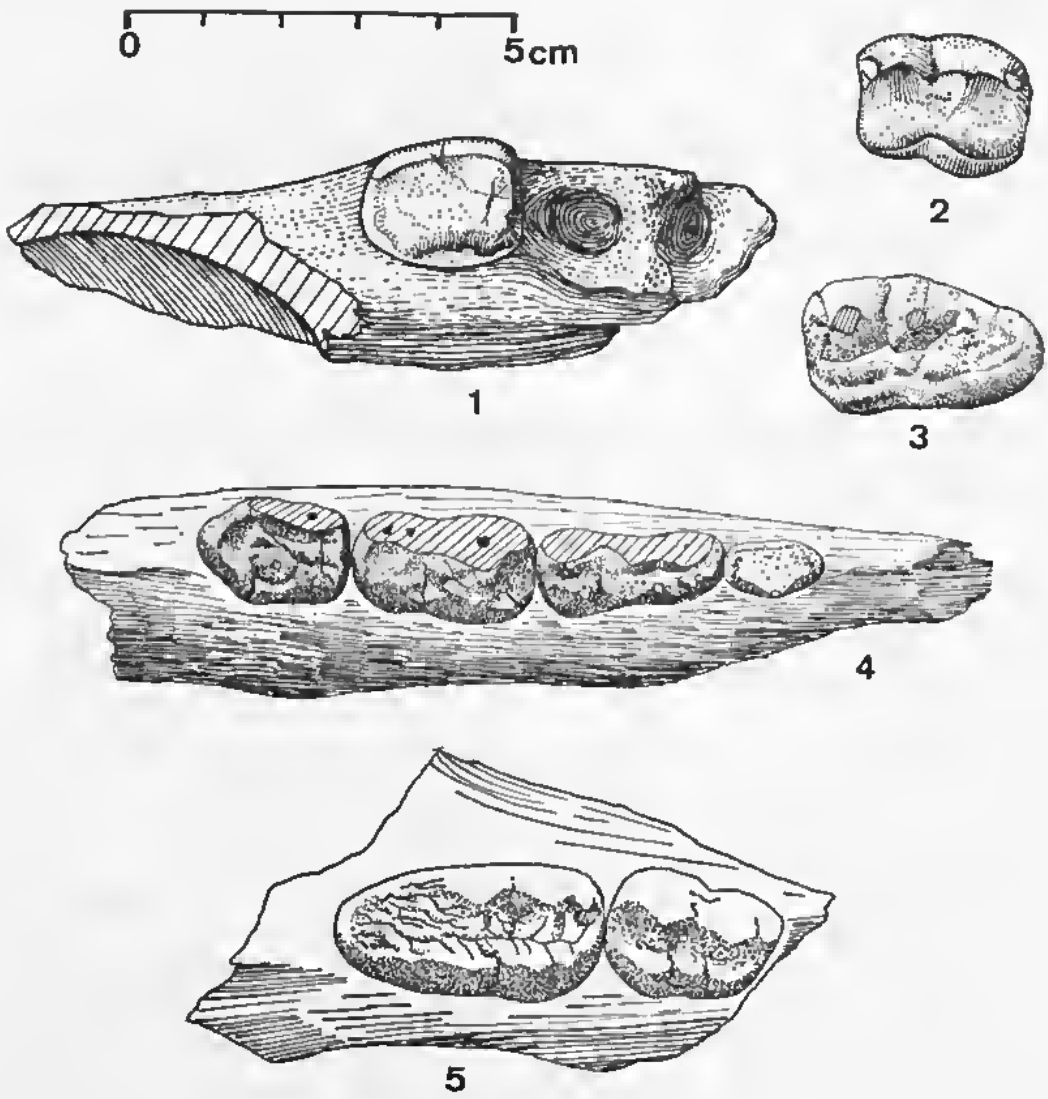


Fig. 55. — Dents d'Ursidés.

1. *Ursus « prearctos »*, grotte de Rigabe (galerie-couche P), dernière molaire inférieure gauche, face occlusale.
2. *Ursus « prearctos »* (galerie-couche P), 1er molaire supérieure, face occlusale, grotte de Rigabe.
3. *Ursus « prearctos »*, grotte du Prince, Grimaldi. M^3 gauche (n° 973).
4. *Ursus « prearctos »*, grotte du Prince, Grimaldi. Fragment de mandibule (n° 968) avec M_3, M_2, M_1 et P_4.
5. *Ursus arctos*, grotte du Prince, Grimaldi. M^1 et M^2 droites (n° 974).

Sur le fragment n° 968, la M_2 est quadrangulaire, sa face occlusale est cassée en partie, mais sur la partie conservée on distingue de nombreux mammelons distincts et très denses. La M_3 est couverte de ridulations assez lâches.

A titre indicatif, les mesures des dents des fragments de mandibules et des dents isolées d'*U. preactos* de Grimaldi sont groupées dans le tableau 67.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 67. — *Dents du petit Ours de Grimaldi (grotte du Prince)*

(= U. « *prearctos* » de M. Boule)

Numéro	Niveau	Longueur	Largeur
M^2			
973	D	32	17
967	Foyer vert	32	17
98?	D	30	17
984	E	32	17
Moyenne		31,5	17
M_2			
982	D	24	14
996	D	24	13
968	D	23	13 env.
972	T. à Br.	25	12 env. (?)
1118	D	25	16
1047	D ou E	23	11
1018	D ou E	25	14
1012	D ou E	23,5	14
?	D	25	14
?	D	25	14
?	D	25	16
Moyenne		24,2	13,7
M_3			
1026	D	19	14
968	D	20	13 env.
971	C	20	16
1035	T. à Br.	21	13
?	D	19	15
?	D	18	14
Moyenne		19,1	14,1

Dents	N° 968	N° 961	N° 994
P_4	12,2 × 6,9	—	14,2 × ?
M_1	23,8 × ?	—	23,3 × ?
M_2	24 × 13	23 × 12	—
M_3	20,2 × 15	17 × 12	—
$\% \frac{L.P_4}{L.M_1}$	51 %		59 %

Source : MNHN, Paris

2. — *Rigabe* (fig. S5) : les dents de Rigabe ont été trouvées dans un milieu daté du Riss II; la M_3 est encore attenante à un fragment de mandibule. Elle mesure 20,7 × 17,1 et est plus large que la troisième prémolaire de l'Ours de Grimaldi (ceci la rapproche des Ours bruns de Taubach d'âge Riss-Würm.)

Cette dent est malheureusement usée et provient d'un animal âgé : il semble cependant que le relief n'était pas important.

Provenant aussi de la couche P comme la dent précédente, une M^1 très usée, est d'aspect très arctoïde car les denticules antérieurs et postérieurs sont effacés, ce qui lui donne une forme rectangulaire comme la M^1 de l'Ours étrusque, mais elle dépasse la longueur maxima observée chez ce dernier à Saint-Vallier et mesure 23 mm × 17,8 mm; elle entre dans les variations de l'Ours brun.

C'est en partie pour des raisons d'ordre stratigraphique que je joins les deux dents de Rigabe au matériel de Grimaldi : elles ont été trouvées en milieu rissien et il est probable que le matériel paléontologique relatif au petit Ours de Grimaldi provienne, au moins en partie, de niveaux de même âge [1].

Il faut cependant souligner que le matériel de Rigabe dénote des animaux plus forts que ceux de Grimaldi, et donc pas tout à fait identiques (peut-être, ce ne sont d'ailleurs que des variations d'ordre sexuel). Nous ne tiendrons compte pour ce qui va suivre que du matériel de Grimaldi.

3. — *Comparaisons.*

Le problème des relations du petit Ours de Grimaldi est assez complexe; nous pouvons cependant éliminer d'emblée toutes comparaisons avec *U. spelaeus* et *U. deningeri*, car la brièveté de la M^2 et la réduction de son talon n'ont rien à voir avec la complexité et la taille de la M^3 d'*Ursus deningeri*.

a. *Relation avec U. etruscus.*

Au point de vue métrique, l'Ours de Grimaldi présente des mesures à première vue comparables à celles de l'Ours étrusque; en ce qui concerne les dents inférieures, les molaires ont une longueur soit égale, soit supérieure à celle de l'Ours villafranchien; mais sur le fragment de mandibule n° 968, la M_2 est plus grande que la M_1, comme chez *Ursus arctos* et non inférieure à la longueur de la carnassière inférieure comme chez l'Ours de Saint-Vallier. La M_3 est aussi de taille réduite, mais lorsqu'elle atteint 17 mm de longueur à Saint-Vallier elle mesure 13,7 mm de largeur (QSV 60 *bis*) ou 13,8 mm sur QSV 68, ou 13,6 mm sur QSV 1082*c*, alors qu'elle ne dépasse pas 12 mm de largeur à Grimaldi. On peut faire la même remarque en ce qui concerne la M_2, qui, avec 23 mm de longueur mesure 15 mm de largeur (QSV 291) et 14,5 mm (QSV 1082*c*) à Saint-Vallier, mais ne dépasse pas 13 mm pour la même longueur à Grimaldi.

Une première remarque s'impose donc : à longueur comparable, les dents sont plus étroites et donc plus tranchantes sur l'*U. prearctos* de Grimaldi que sur l'*Ursus etruscus* villafranchien.

Il me paraît donc, en l'état actuel de nos connaissances, qu'il n'existe pas de rapport entre l'Ours villafranchien et l'Ours de Grimaldi, le plus récent (Grimaldi) étant plus archaïque que le plus ancien (Saint-Vallier).

b. *Relations avec les Plionarctos du Quaternaire moyen.*

Par rapport au *Plionarctos telonensis* de Cimay, l'Ours de Grimaldi est plus grand, plus « Ours » et ne possède pas les caractères archaïques de la mandibule mindélienne : la M_2 est plus grande que la M_1, le relief des molaires est plus complexe, la P_4 est forte et représente 51-59 % de la longueur de la carnassière, la M_3 est relativement plus développée en longueur puisqu'elle représente 84 % de la longueur de la M_2 qui la précède et seulement environ 70 % chez le petit *Plionarctos*. Une grande inconnue subsiste malgré tout, c'est l'allure générale de la dentition supérieure complète, mais il y a *a priori* peu de chances pour que l'on puisse établir une parenté entre l'animal de Cimay et celui de Grimaldi.

Les relations avec les *Plionarctos* allemands (*Pl. stehlini*) sont plus difficiles à établir. On peut cependant voir que l'Ours de Grimaldi dépasse largement la taille des exemplaires allemands et que l'absence de P^1 et P^2 à la mâchoire supérieure (n° 975) milite en faveur de l'absence probable des mêmes prémolaires antérieures à la mandibule chez *U. prearctos* alors qu'elles sont toujours présentes sur les mandibules de *Plionarctos stehlini*. Les petits *Plionarctos* et *U. prearctos* de Grimaldi ont seulement en commun une longueur de M_2 supérieure à la longueur de la M_1, et une P_4 forte relativement à la carnassière inférieure; il s'agit là probablement de phénomènes de convergence.

c. *Relations avec U. arctos.*

L'hypothèse de M. Boule qui reliait l'Ours de Grimaldi à l'Ours brun apparaît alors comme très vraisemblable; en tous cas rien ne paraît s'y opposer. Par rapport à l'Ours brun actuel (Miller, 1912), l'Ours de Grimaldi a une dentition de taille comparable : la M^3 est plus forte que la M^1 dans presque tous les cas, la M^2 sur l'espèce actuelle est soit

1. Ceci est vraisemblable car des restes de *Crocuta spelaea intermedia* et de *Lynx spelaea* dont la M_1 présente un métaconide, proviennent du même niveau.

Source : MNHN, Paris

semblable (30,0 × 16,6; 30,0 × 17,4), soit plus forte. A la mandibule, la M_1 est plus forte et plus longue chez le fossile, ce qui est peut-être un caractère archaïque, mais les M_2 et M_3 possèdent un développement identique.

Par rapport à la dentition inférieure de l'Ours brun fossile, qui est un voisin plus proche mais mal connu, l'Ours de Grimaldi est plus petit (cf. Ours brun de Maspino, Koby, 1944, Ours de Bruges, Viret 1954, Ours de Taubach, Rode, 1931), et le développement de la carnassière inférieure est, semble-t-il, plus important.

Enfin, un dernier détail rapproche l'Ours de Grimaldi de l'Ours brun : la différence entre la largeur antérieure et la largeur postérieure de la carnassière inférieure est de 2 mm, ce qui se traduit, comme chez l'Ours brun, par un net gonflement du talonide limité par une constriction médiane très visible entre talonide et trigonide; il faut noter que ce dernier caractère est absolument inexistant chez les *Plionarctos* et peu net chez *Ursus etruscus*, chez lequel la différence de largeur atteint la même valeur sans entraîner de constriction médiane aussi visible.

Est-ce dire pour autant que le matériel d'*Ursus preactos* de Grimaldi représente de façon certaine un *U. arctos* archaïque? Il faudrait, pour l'affirmer, posséder un matériel plus abondant et pouvoir étudier des mandibules et des mâchoires supérieures complètes. Pour l'instant rien ne s'oppose à cette hypothèse, mais il vaut mieux jusqu'à preuve du contraire, conserver la dénomination d'*U. prearctos*.

B. *Ursus arctos* L. *fossilis* Goldfuss

1. *Restes anté-würmiens* (*U. arctos* primitif) [1] :

a. *Caverne de Mars* (Vence, Alpes-Maritimes) (Tabl. 69).

Le crâne de Vence a été décrit par Lartet en 1867 sous le nom d'*Ursus Bourguignati* [2], puis déterminé par M. Boule (1906) comme *Ursus arctos*.

Il s'agit d'un crâne fossile magnifique conservé au Museum de Paris, presque complet, auquel ne manquent que les deux arcades zygomatiques, les incisives et la canine gauche qui est cassée au collet.

Le crâne.

C'est un adulte et probablement un mâle à cause du développement des crêtes pariétales et occipitales. Le crâne est d'un volume un peu supérieur à celui du crâne d'*U. arctos* mâle de la collection Régalia, n° 248. De profil, on peut observer un léger bombement des nasaux visible aussi sur les crânes fossiles de Maspino (Koby, 1944) et de Pastore (Fabiani, 1921) en Italie.

De face, l'ouverture nasale paraît large, comme sur l'Ours brun actuel, mais elle est endommagée et en partie recouverte de stalagmite; les os nasaux par contre, paraissent plus larges que sur les crânes actuels. Sur la face postérieure, on peut voir des sous-occipitaux hauts et larges qui se prolongent latéralement et emboîtent les bulles tympaniques. L'apophyse mastoïde est forte et élargie, elle se prolonge vers le bas. Sur les bords supérieurs du foramen magnum, il y a deux écailles latérales en forme de lame qui n'existent pas sur les crânes d'Ours des cavernes (Gargas, par exemple) mais sont visibles sur le crâne d'Ours brun fossile de Péchialet.

A la face inférieure, on peut observer deux grosses bulles tympaniques très allongées et plates, tout à fait comparables à celles de l'Ours brun actuel; l'apophyse post-glénoïdienne, qui est bien conservée du côté gauche est développée uniquement du côté interne. La fosse glénoïde est allongée transversalement et creusée en gouttière, peut-être un peu plus que sur les crânes actuels. Le palais est très allongé.

Les dents.

Les incisives sont toutes absentes; il y a un petit intervalle entre la I^3 et la canine qui est puissante. Il semble qu'il y ait du côté droit un alvéole oblitéré pour P^2, mais cet alvéole n'est pas visible du côté gauche. Par contre une petite P^3, allongée longitudinalement, précède une P^4 beaucoup moins triangulaire que sur les crânes d'Ours bruns actuels, chez lesquels le talon est plus développé. Au contraire de l'animal actuel,

1. Selon S. Gagnière (1957-1959), il faudrait probablement ajouter le gisement du Lazaret qui a livré une canine supérieure gauche sans racine dans le niveau VI et une portion antérieure de maxillaire supérieure gauche avec les alvéoles de C, I^1, I^2 et I^3 (niveau IX) déterminés par cet auteur comme appartenant à *U. arctos*.

2. Figuré pl. IX, fig. 1-2 — *Annales des Sciences Naturelles*, 1867, 8, 5e série (E. Lartet).

Source : MNHN, Paris

le talon de la P^4 ne fait pas saillie sur le palais ce qui donne à la dent une forme allongée et coupante. On observe la même disposition chez *U. etruscus* mais de manière inconstante. On peut mettre en évidence le volume respectif des différentes cuspides en mesurant le diamètre transversalement au protocône (8,8 mm chez *U. arctos* actuel, 9,0 mm sur le fossile) et au talon (12,3 mm sur le fossile et 13,5 mm sur l'animal actuel).

La M^1 est de forme quadrangulaire avec un petit parastyle qui précède un paracône et un métacône modérément développés. Le cingulum interne est relativement fort, plus que sur l'espèce actuelle.

La M^2 est grande, le talon fait corps avec la dent; son relief devait être simple, car l'usure, qui n'est pas très importante, l'a rendu lisse. Le paracône domine le métacône, alors que les denticules internes sont entièrement abrasés.

Au point de vue métrique, les dents sont plus fortes que celles de l'Ours étrusque et entrent dans les variations des Ours bruns fossiles comme ceux de Taubach, ou de Maspino décrits par Koby.

Le rapport longueur P^4/longueur M^1 qui est de 0,75 est intermédiaire entre celui de l'Ours étrusque (0,80) et celui de l'Ours brun de Maspino (0,67), ce qui indique une longueur relative de P^4 plus réduite que sur l'espèce villafranchienne mais pas autant que sur l'Ours fossile d'Italie.

TABLEAU 68. — *Dentitions supérieures d'*Ursus arctos *anté-würmiens d'Europe*

Mesures	France		Allemagne	Villafranchian	*U. arctos* fossile
	Mars		*U. taubachensis* (RODE, 1931)	*U. etruscu* (J. VIRET, 1954)	Maspino (KOBY, 1944)
	Crâne (E. Lartet)	Mâchoire (Bourguignat)			
			extrêmes	extrêmes	
P^2	7,2	–	–	–	–
P^3	5,6	–	–	–	–
P^4 Longueur	18,8	15,5	16,0–20,1	14,1–18	17
Largeur	12,2	11,2	–	9,9–13	13,4
M^1 Longueur	25,0	22,0	20,2–26,3	18,0–22,5	25,2
Largeur	18,3	15,0	–	14,5–18,4	–
M^2 Longueur	36,7	35,2	36,4–44,4	27,5–33,0	39,2
Largeur	19,2	17,8	–	15,2–18	19,1
Rapport longueur P^4/longueur M^1	0,75	0,70	–	0,80 env.	0,67

Remarques.

Le crâne de Vence correspond bien à celui d'un Ours brun de forte taille. Par rapport à l'espèce actuelle, la principale différence porte sur la taille générale plus grande et la forme de la carnassière supérieure qui est plus allongée et porte un talon plus faible chez le fossile. Il ne faut cependant pas donner une trop grande importance à ce caractère car il semble que chez certains Ours, comme l'Ours étrusque, il existe une très grande variabilité de forme de la carnassière supérieure et en particulier du talon de celle-ci. Il faudrait d'autres éléments pour juger de l'importance exacte de ce caractère.

La grotte de Vence a aussi livré un fragment de mâchoire supérieure gauche qui provient d'un individu de petite taille que Bourguignat avait décrit sous le nom d'*Ursus pomelianus:* selon M. Boule (1906) *U. pomelianus* « ressemble beaucoup aux Ours pliocènes » puis l'année suivante il le confond avec les éléments d'*U. prearctos* de la grotte du Prince. En réalité, ce fragment de mâchoire me paraît appartenir aussi à *Ursus arctos*. La P^4 mesure 15,5 × 11,2 mm, la M^1 22,0 × 15,0 mm et la M^2 35,2 × 17,8 mm; ceci est parfaitement comparable aux mesures données par Miller pour l'Ours brun actuel. Quant à la présence évidente des trois prémolaires supérieures, elle est fréquente chez l'Ours brun : le crâne fossile de Péchialet (collection de l'Institut de Paléontologie humaine) porte trois prémolaires

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 69. — *Mandibules des Ours « prearctoïdes » ou arctoïdes ante-würmiens d'Europe*

Mesures	Sud-Est de la France (*U. prearctos*)		Allemagne [1]			Villafranchien	Actuel
	Grimaldi	Rigabe	Steiermark Frauenloch (M. MOTTL, 1947)	Steiermark Repolust (M. MOTTL, 1951)	Taubach (RODE 1931) *U. arctos*	*Ursus etruscus* Saint-Vallier (J. VIRET, 1954)	*Ursus arctos* (MILLER, 1912)
	Valeurs moyennes					(Extrêmes)	(Extrêmes)
Longueur de la mandibule	–	–	260 env.–270	250	262 –295	–	185 –245
Longueur du diastème	–	–	36 – 37,2	33	41 – 54	–	–
Hauteur de la mandibule entre M_1 et M_2	–	–	52,5– 59	56	50 – 63	–	–
Hauteur en avant de P_4	–	–	53 – 56,5	54	45 – 54	–	–
Longueur P_4–M_3	80 env.	–	88,1– 90,7	88	80,8– 99,7	–	–
Longueur M_1–M_3	68 env.	–	73,5– 75,5	70,5	69,2– 81,3	–	–
P_4 Longueur	13 env.	–	14,6– 15,2	17,5	11,6– 15,4	–	–
Largeur	–	–	– – 9	7,8	6,8– 9,4	–	–
M_1 Longueur	23,8	–	26,5– 27,1	24	23,2– 27,3	23 – 25	20,2– 25,6
Largeur	–	–	– – 14,2	11,7	11,2– 16	10,6– 12,2	10,0– 12,2
M_2 Longueur	24,2	–	26 – 27	25,5	24 – 30	22 – 24	21 – 25,4
Largeur	13,7	–	17 – 19	16	15 – 19,8	13,9– 15	13,2– 15,8
M_3 Longueur	19,1	20,7	21 – 21,5	21	22 – 24	16,8– 17,2	15,4– 21,2
Largeur	14,1	17,1	16,5– 17,6	18	14,2– 18,2	13,5– 14	12,4– 15,0

(1) Ces trois gisements sont considérés d'âge Riss- Würm.

Source : MNHN, Paris

antérieures du côté droit et seulement deux du côté gauche, l'animal actuel ayant, lui, le plus souvent deux prémolaires visibles, la troisième étant esduque [1]. On peut constater la même étroitesse des dents par rapport à l'Ours étrusque dont les molaires sont plus larges à longueur égale.

Il paraît raisonnable de déterminer l'Ours brun de Vence comme *Ursus arctos fossilis* [2]

b. *Bruges* (Gironde).

Bien que n'étant pas dans le Sud-Est, il nous faut parler d'un autre gisement connu qui a fourni quelques restes d'Ours brun fossile peut-être anté-würmien : Bruges en Gironde. J. Viret (1957) les considère comme tout à fait semblables à ceux décrits par Rode à Taubach et ils paraissent aussi présenter un mélange de caractères spéléens dus en partie à la forte taille, et de caractères arctoïdes très nets qui permettent de rapporter sûrement les dents de Bruges à l'*U. arctos* race *priscuse*. Associés à ces Ursidés, il y a, selon R. Balland (1963) : *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*, *Equus* sp., *Lynx lynx*, *Castor fiber*, *Trogontherium boisvilleti*, *Elephas meridionalis* et *Plionarctos stehlini*, ce dernier décrit par J. Viret. Pour l'auteur, cette association serait d'âge Günz-Mindel. D'après H. Elhaï (1966) qui a effectué l'étude palynologique du gisement on peut distinguer trois phases climatiques caractérisées par la dominance du Pin et de l'Aulne, du Pin et du Sapin, puis encore du Pin et de l'Aulne accompagnés d'herbacés. Le pourcentage élevé du genre *Abies* ferait plutôt penser, selon l'auteur, à un interglaciaire plus récent : le Mindel-Riss. Il serait indispensable d'effectuer une étude stratigraphique très précise afin de connaître l'âge certain du gisement et de savoir si les deux espèces d'Ours sont contemporaines, ce dont on peut douter.

c. *Comparaisons.*

Les plus anciens Ours bruns d'Europe moyenne sont ceux de Taubach, d'âge Riss-Würm, décrits par Rode en 1931, sous le nom d'*Ursus taubachensis;* comme ils sont de même âge que ceux de Vence, leur comparaison est du plus grand intérêt [3].

Rode a cependant voulu en faire une espèce nouvelle (*Ursus taubachensis*) bien qu'il reconnaisse qu'au point de vue morphologique et métrique les Ours de Taubach sont très proches de l'Ours brun et que leur particularité réside seulement dans leur grande taille, comme le crâne de Vence, et dans la forte taille de la M^2 et celle de la M_3; l'auteur considère ces derniers caractères comme des « tendances speléennes » (ce qui paraît ne pas rallier tous les suffrages et permet de douter de la valeur réelle de cette espèce); il faut noter que la M^2 du crâne de Vence se situe à la limite inférieure des variations des Ours de Taubach; celle de la mâchoire d'*U. pomelianus* est au-dessous de cette limite (35,2 mm contre 36,4 mm minimum à Taubach).

S'il existe réellement des « tendances spéléennes » chez les Ours bruns du début du Quaternaire supérieur en Allemagne, ou tout au moins des caractères liés à une alimentation plus omnivore, on ne peut que constater leur absence chez les Ours bruns de même âge du Sud-Est de la France, alors qu'ils sembleraient exister (?) aussi chez les Ours bruns du Sud-Ouest de la France (cf. Bruges).

2. *Répartition au Würm de l'Ours brun dans le Sud-Est de la France.*

La majorité des gisements à *Ursus arctos* sont d'âge würmien. Comme on peut le voir sur une carte de répartition des Ours, l'Ours brun s'est répandu dans toute la Provence d'Est en Ouest mais n'est jamais très abondant. Il y a quelques restes dans les grottes du Gardon comme Saint-Julien des Causses, la grotte de Pâques et peut-être la Sartanette, selon J. Ulysse-Dumas (1944); un fragment de maxillaire inférieur est signalé à la Baume Longue (Gagnière et Germand); il est probablement présent à la grotte Bayol (M. Paulus, 1945) plus sûrement à la Balauzière (M. Paulus, 1945; M. F. Bonifay, 1960).

Au Nord de la Durance, il est signalé à la Masque et au Bau de l'Aubésier et dans le niveau Würm I de la grotte des Peyrards (H. de Lumley, 1959); il est cité à la barre de Berigoure (V. Cotte, 1920 [4]).

1. « Third near middle of space between first and second, much smaller than the others and frequently deciduous, its crown indefinitely rounded »; (Miller, 1912, p. 293) [la troisième située à environ la moitié de l'espace entre la 1e et la 2e est plus petite que les autres, et fréquemment caduque, sa couronne est arrondie].

2. Cette dénomination de *fossilis* ayant l'antériorité sur *U. arctos priscus*, comme l'a démontré F. E. Koby (1944). Cette sous-espèce groupe tous les Ours bruns fossiles de forte taille du Quaternaire supérieur.

3. L'Ours de Frauenloch d'âge Riss-Würm, décrit par M. Mottl (1947) se distingue de l'Ours de Taubach par l'aspect encore plus spéléen de la M_2, une M_3 plus puissante, une mandibule plus vigoureuse et un diastème plus long; il ne correspond donc pas du tout à la description des Ours bruns du Midi de la France.

4. La population d'Ours de la Vallescure déterminée en 1934 par Gagnière et Germand comme *U. arctos* serait en réalité de l'Ours des cavernes, S. Gagnière, 1959, *in Gallia Préhistoire*, T. II.

Source : MNHN, Paris

Au Sud de la Durance, il fait partie de la faune du vallon des Cèdres et de l'Adaouste (R. P. Charles, 1952), de Rigabe (M. F. Bonifay, 1960); de Château Double (V. Cotte, 1920). Encore plus à l'Est, nous l'avons vu, il est un élément rare des grottes de Grimaldi (M. Boule, 1960).

TABLEAU 70. — *Dents d'Ours bruns* (U. arctos) *actuels et fossiles*

Mesures	M^2	M_1	M_2	M_3
U. arctos actuels (d'après MILLER, 1912) :				
Suède : mâle	35,0 × 17,0	22,6 × 11,0	24,0 × 15,4	20,0 × 15,0
mâle	30,0 × 16,6	22,0 × 10,2	22,2 × 13,2	17,4 × 14,0
mâle	31,4 × 16,6	23,0 × 11,0	24,0 × 14,0	17,2 × 14,0
femelle	30,0 × 17,4	22,6 × 11,0	21,0 × 13,0	15,4 × 14,0
Suisse : femelle	29,6 × 17,0	20,2 × 10,0	21,4 × 13,2	16,6 × 13,8
Autriche-Hongrie : mâle	31,0 × 18,4	21,6 × 10,4	23,0 × 15,0	19,0 × 13,6
	33,4 × 16,4	22,4 × 11,2	23,4 × 14,0	18,0 × 12,4
Russie	37,6 × 20,0	25,6 × 12,2	25,4 × 15,8	21,2 × 15,6
U. arctos fossilis				
Maspino (KOBY, 1944)	39,2 × 19,1	25,1 × 13,0	26,2 × 16,2	23,8 × 17,0
Bruges (VIRET, 1954)	–	24,6 × 13,0	27,1 × 16,7	24,0 × 17,0

3. *Origine de l'Ours brun.*

Comme M. Boule le pensait, les petits Ours de Grimaldi sont probablement les ancêtres de l'Ours brun, car ils portent en eux de réelles tendances « arctoïdes », mais une fois de plus nous saisissons une forme tellement proche de celle que nous allons rencontrer quelques temps plus tard, que ceci nous apprend au fond assez peu sur sa propre origine.

Plusieurs théories, aussi diverses que possibles, ont été émises sur l'origine des Ours bruns.

a. *Théorie de M. Mottl* (origine « plionarctoïde »).

Pour M. Mottl (1951), la mandibule de l'Ours de Repolust est une forme primitive d'Ours brun qui effectue la transition entre les petits *Plionarctos* du Quaternaire moyen et l'*Ursus arctos* du Quaternaire supérieur. Il s'agit d'une demi-mandibule droite qui n'est pas tout à fait comparable aux restes d'*U. priscus*, un peu plus grand, décrits par le même auteur à Frauenloch (Tabl. 65), en Steiermark aussi. L'Ours de Repolüst (Tabl. 65) possède deux alvéoles de prémolaires après la canine au lieu d'une seule comme chez l'*U. priscus* de Frauenloch, le diastème-canine P_4 est réduit (33 mm) et sa P_3 est particulièrement puissante (17,5 mm de longueur), sa M_2 relativement faible (21 mm × 18 mm). A cause de ces différents caractères, M. Mottl conclut : « Der Braun bär aus der Repolüst Höhle steht also zwischen *Ursus schertzi* Debm und *Ursus priscus* Goldf der Steiermark ». (L'Ours brun de Répolüst se situe entre *U. schertzi* Dehm et *U. priscus* de Steiermark).

Si l'ursidé de Repolüst présente certains caractères arctoïdes, par contre le développement anormal de P_4 qui présente 72 % de la longueur de la carnassière inférieure l'en isole fondamentalement;

Il n'est pas question de prendre comme terme de comparaison un exemplaire unique qui présente des caractères aussi particuliers, encore moins de le considérer comme un terme de transition.

b. *Origine « etruscoïde ».*

Une seconde théorie est fondée sur le fait que l'Ours villafranchien (*U. etruscus*) ne diffère pas fondamentalement de l'Ours brun actuel [1]; certains paléontologistes (Stehlin, Thenius, Viret, Kurten) considèrent

1. « Il serait difficile de trouver chez *U. etruscus* une différenciation orientée dans une direction qui diverge nettement de celle de l'Ours brun », Stehlin (1933).

Source : MNHN, Paris

que l'Ours brun, comme l'Ours des cavernes, descend de l'*Ursus etruscus*. Pour B. Kurten (1957), il s'agit d'une spéciation qui s'est effectuée sur un groupe d'Ours qui n'a pas subi l'influence des climats froids; il les appelle *U. arctos-deningeri* [1]; ces derniers auraient réimmigré en Europe au cours du Mindel-Riss.

Cependant cette théorie est loin d'être satisfaisante : quand l'auteur parle de « caractères arctoïdes » chez *U. deningeri* (présence inconstante des prémolaires antérieures, molaires inférieures étroites et brachyodontes) ne s'agit-il pas, dans certains cas, de « reminiscences étruscoïdes » comme les appelaient Stehlin? Pourquoi l'« *U. prearctos* » de Grimaldi (s'il représente bien une forme archaïque d'*U. arctos*) apparaît-il sous une forme moins évoluée que l'*Ursus etruscus* et par voie de conséquence que l'*U. deningeri?*

Il est vrai par contre, que les *Ursus arctos* postérieurs au Mindel-Riss (la forme de réimmigration pour Kurten) se reconnaissent à ce qu'ils n'ont aucun caractère spéléen, cela se voit parfaitement bien sur les éléments du Sud-Est de la France, et permet de douter de l'existence du stade *U. arctos-deningeri* défini par Kurten.

Il apparaît donc très difficile de prouver les relations phylétiques possibles entre *U. etruscus* et *U. arctos*.

L'examen des faits permet de constater une lacune post-villafranchienne d'une part, l'apparition de formes probablement pré-arctoïdes[2] au Rissien en Europe méridionale et de véritables Ours bruns en Europe moyenne au Riss-Würm d'autre part, et le manque total de liaison entre ces deux groupes (*U. etruscus* et *U. arctos*).

c. *Théorie d'H. Zapfe.*

Il me paraît plus sage de se ranger à la troisième opinion émise par H. Zapfe (1946) qui pense que la filiation *U. etruscus-U. arctos* est loin d'être prouvée [3]. Pour cet auteur, il se pourrait qu'il faille rechercher hors d'Europe l'origine de l'Ours brun : les faunes villafranchiennes de Nihowan en Chine ont bien livré les restes rares d'un Ours déjà arctoïde.

1. Il s'agit des Ours du Forest Bed, de Mosbach, de Mauer, de Süssenborn.

2. Ce que l'on connaît de la forme *U. prearctos* de Grimaldi permet de penser que ces animaux sont proches de l'Ours brun mais ne les relient pas pour autant à l'Ours du Quaternaire ancien, au contraire, puisqu'ils paraissent moins évolués que celui-ci.

3. « Während die stammesgeschichtliche Entwicklung *Etruscus-deningeri-spelaeus* für den europäischen Raum als gesichert gelten kann, ist der sehr wahrscheinliche Entwicklungsweg aus dem Formenkreis des *U. etruscus* zu den Braunbären noch nicht hinreichend durch Fundebelegt. Sollte ich der *U. cf. etruscus* aus Nihovan (China) als tatsächlich zu diesen Art gehörig herausstellen (Teilhard et Piveteau, 1930), so wäre für die Annahme eines asiatischen Entstehungszentrums der Braunbären eine wichtige Voraussetzung gegeben » H. Zapfe, 1946, p. 154.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

FAMILLE DES *FELIDAE*

Sous-famille des *Felinae*

Lignée machairodontoïde.

A l'heure actuelle, on n'a trouvé aucun reste de Machairodontidé dans le Sud-Est de la France. On peut seulement constater qu'ils ont été remplacés par des *Felis* dans la plus grande partie des gisements du Quaternaire moyen de France.

Les *Machairodus* semblent être cantonnés dans certains gisements contemporains du Mindel inférieur d'Europe : c'est le cas d'Hundsheim en Autriche, de Voigstedt et Süssenborn en Allemagne; en France, la grotte de Montmaurin dans les Pyrénées et le gisement de la Porte du Bois à Abbeville qui est assez bien daté grâce aux industries paléolithiques qu'il contient, en ont livré.

Les restes de Machairodontidés sont, de toutes façons, rares au Quaternaire moyen. Actuellement, on ne connaît pas de gisement postérieur au Mindel qui contienne des restes de Machairodontidés et il semble que ce soit le climat rigoureux des stades glaciaires de la fin du Mindel qui ait entraîné leur extinction. Ceci explique en partie leur absence dans le Sud-Est de la France où l'on ne connaît pas actuellement de faunes de Carnivores contemporaines du début du Mindel, c'est-à-dire antérieures au climat froid de la fin de la glaciation. Il est probable par contre, que les gisements connus de la fin du Quaternaire ancien (Durfort, Besse) en livreront au cours des prochaines campagnes de fouilles.

Lignée felinoïde.

1. GENRE *ACINONYX*[1] BROOKES, 1828

Le seul gisement du Midi de la France ayant fourni des restes de Guépard (*A. pardinensis*) est la grotte du Vallonet dont la liste de faune a été publiée par H. de Lumley, S. Gagnière, L. Barral et R. Pascal en 1963. C'est un fossile rare. Ce gisement ayant fourni une faune d'apparence bétérogène, il est difficile de savoir à quelle période exacte du Quaternaire appartiennent ces restes. On peut cependant, en se basant sur la faune autrichienne d'Hundsheim considérer que la dernière apparition post-villafranchienne du Guépard date probablement du début du Mindel.

Là encore, comme pour les Machairodontidés, il semble que les périodes de froid de la fin du Mindel aient été fatales à ces animaux adaptés aux climats plus tempérés du Tertiaire.

1. Il me paraît nécessaire de rappeler ici les principaux caractères de la dentition du Guépard (genre *Acinonyx*) [d'après les travaux de S. Schaub et J. Viret] :

La mandibule est ramassée, aux branches arquées, à symphyse courte; elle porte des fosses massetériennes bien développées. Les dents sont de type tranchant : les incisives sont plus robustes et les canines beaucoup plus grêles que chez *Felis*, la carnassière supérieure est sans talon interne et « la dent se renfle simplement en un bourrelet au-dessus de la racine interne de la dent » (J. Viret, 1954), le bord antérieur de la P_4 est oblique. A la mandibule, les canines sont implantées perpendiculairement, la plupart du temps sans cannelure externe, elles sont séparées par un diastème de 7 à 9 mm de la P_3. Les prémolaires sont longues, P_4 et P_3 sont hautes et trilobées, la P_3 présente un cingulum postérieur; la P_4 approche de la longueur de la carnassière inférieure et celle-ci présente parfois un métaconide et deux lobes presque égaux. Sur certaines individus, on observe l'implantation des dents « en coulisse » ou en « tuiles de toit » (plutôt sur les gros mâles).

Source : MNHN, Paris

II. GENRE *JANSOFELIS* (n. g.)

JANSOFELIS n. g. *VAUFREYI* n. sp.

Tableaux 71, 72, 73.
Planches XXII et XXIII.

Les restes de ce grand félin sont localisés dans les couches du Mindel supérieur ancien (ensemble moyen) de l'Escale et représentent quatre individus au minimum; ce sont en majorité de jeunes adultes ayan leur dentition définitive et leurs os longs pour la plupart non épiphysés [1].

A. Matériel étudié

1. *Dentitions supérieures.*

CD-795.. Élément provenant d'un crâne qui était complet dans le gisement mais qui a été découvert et cassé avant le début des fouilles. La mâchoire est divisée en 2 fragments : l'un gauche avec la carnassière et la P^3, l'autre droit avec la carnassière, l'alvéole de P^3 et la canine. Trouvés isolés, la partie occipitale, des débris de crâne, et une P_3 (ce qui me paraît prouver la présence de la mandibule attenante au crâne). Adulte.
CD-896.. Pré-maxillaire droit avec les alvéoles des 3 incisives.
CD-897.. Pré-maxillaire gauche qui porte l'incisive latérale. Adulte.
CD-898.. Pré-maxillaire gauche qui porte les 3 incisives (I^1, I^2 et I^3). Adulte.
CD-1142. Fragment de mâchoire supérieure droite avec la carnassière et la P^4. Adulte.

Dents isolées.

CD-7634. P^3 gauche.
CD-7635. I^3 droite.
CD-7636. Fragment de canine.
CD-764.. Carnassière gauche dont le talon est endommagé.
CD-765.. P^3 droite.

2. *Dentitions inférieures.*

CD-612.. Demi-mandibule gauche à laquelle manque P_3, branche montante cassée. Adulte.
CD-613.. Demi-mandibule droite qui porte la canine seule, branche montante cassée. Adulte.
CD-614.. Fragment de mandibule avec la M_1 droite, une partie de la branche montante et la partie supérieure de la canine (non jointive). Adulte.
FSM (2)-1048 Demi-mandibule droite qui porte la carnassière inférieure et la P_4, branche montante cassée. Adulte.
CD-761.. Demi-mandibule droite qui porte la canine, P_4 et M_1, branche montante cassée. Adulte.
CD-762.. Demi-mandibule gauche à laquelle manque P_4, branche nomtante cassée. Adulte.

Dents isolées.

CD-763.. Dents isolées provenant d'une même mandibule : carnassière droite, P_4 droite, P_4 gauche, P_3 droite, P_3 gauche, et 3 incisives médianes.
CD-769.. Canine inférieure gauche.
CD-767.. P_4 gauche.
CD-766.. P_4 droite.
CD-772.. P_3 droite.
CD-771.. P_3 droite.

B. Crâne et dentition supérieure

Les fragments étudiables du crâne CD-795, qui ont pu être récupérés, sont au nombre de trois : deux fragments, droit et gauche, qui portent encore les deux carnassières supérieures et un fragment d'arrière-crâne portant la bulle tympanique, la cavité glénoide droite et le trou occipital.

1. *Le fragment d'arrière-crâne* (fig. 56) :

Comme chez les félins, l'articulation mandibulaire est située au même niveau que le méat auditif, mais on peut remarquer que par rapport à un crâne de Lion ou de Tigre qui me servent de termes de comparaison, le départ de l'arcade zygomatique est particulièrement grêle. La cavité glénoïde est courte, limitée

1. Dans la liste générale donnée en 1963, ce fossile correspond à deux unms : *Acinonyx pardinensis* (mandibules) et Machairodontidés (os longs).
2. Éléments remis à la Faculté des Sciences de Marseille.

Source : MNHN, Paris

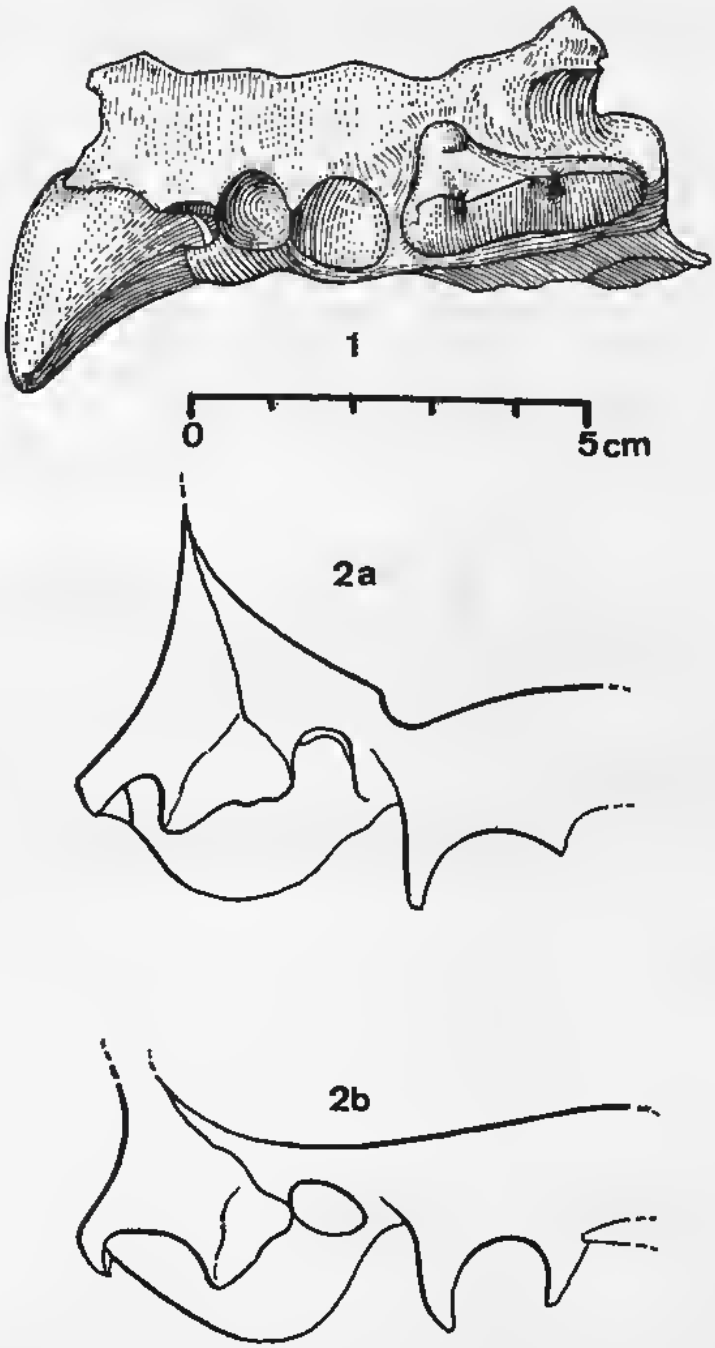


Fig. 56. — *Jansofelis* n. g. *vaufreyi* n. sp., grotte de l'Escale.

1. Fragment de mâchoire supérieure droite, vue occlusale (CD-795).
2. Coupe transversale de la bulle tympanique et de la cavité glénoïde. 2*a*. sur le fragment de crâne (CD-795); 2*b*. sur *Felis pardus* actuel, coll. Regalia, n° 527.

Source : MNHN, Paris

à l'arrière et du côté interne par une mince apophyse peu développée, et à l'avant par un simple bourrelet longitudinal qui ne se redresse pas du côté externe comme dans le genre *Felis*. Il est évident que cela correspond à des mouvements divers de la mandibule et non, comme chez *Felis*, à des « mouvements étroitement limités » (J. Piveteau, 1948). Il s'agit là d'un caractère morphologique très important, car il rappelle la conformation de la cavité glénoïde des Hyaenidés qui sont des animaux dont la dentition est adaptée au concassage des os.

La bulle tympanique est petite, globuleuse, oblique par rapport à l'axe du crâne; elle n'est pas étalée longitudinalement par rapport à son axe comme chez *Felis*, mais au contraire renflée en son centre, ramassée, de forme presque concentrique; elle atteint d'ailleurs presque le niveau de l'apophyse post-glénoïde. La position et le développement des apophyses mastoïdiennes et paroccipitales sont aussi très caractéristiques; chez les félinés « l'apophyse mastoïdienne est largement séparée de la portion post-glénoïdienne du tympan et demeure proche de l'apophyse paroccipitale qui la dépasse toujours en longueur » (J. Piveteau, *op. cit.*). Sur le fossile de l'Escale, l'apophyse mastoïdienne occupe la même place et le même volume relatif que chez *Felis*, mais l'apophyse paroccipitale est très réduite, située un peu plus en arrière que celle de *Felis*, elle reste en deçà de la bulle tympanique, ce qui est un caractère de Machairodontidés.

Les orifices de la base du crâne sont tous beaucoup plus réduits que ceux de *Felis* mais leur emplacement est identique. Sur le *foramen magnum*, il n'existe pas les deux petits tubercules présents chez les Tigres. Enfin l'aspect général de cette portion d'arrière-crâne dénote un crâne ramassé antéro-postérieurement.

2. *La dentition supérieure* (Tahl. 71, fig. 56).

Les deux fragments de maxillaire supérieur (CD-795) portent l'alvéole de la canine; les deux canines trouvées isolément ont pu être raccordées à ce maxillaire; c'est une dent gonflée du côté externe, aplatie sur sa face interne, dont le bord postérieur est formé par une arête très coupante. Elle mesure 21,8 mm de diamètre longitudinal au collet et 16,6 mm d'épaisseur ce qui donne un rapport longueur/largeur de 0,76, un peu inférieur à ceux de la Panthère (0,80) et du Lion (0,86) mais largement supérieur à celui des Machairodontidés (0,50). La face interne aplatie, est limitée à l'avant et à l'arrière par deux arêtes coupantes; deux cannelures internes et médianes sont particulièrement accentuées à mi-hauteur de la dent; la face externe est convexe et porte un fort sillon médian suivi d'un plus faible en arrière : ils isolent un bourrelet semblable à celui que l'on rencontre chez *Felis*; leur élargissement est progressif, sans gonflement particulier au niveau du collet.

TABLEAU 71. — *Dentitions supérieures de* Jansofelis *n. g.* vaufreyi *n. sp.* (*grotte de l'Escale*)

Mesures	CD-764	CD-765	CD-795	CD-1142	CD-7634
Carnassière supérieure					
Longueur	32,3	–	32,0	31,5	–
Largeur	–	–	16,4	18,7	–
P_3					
Longueur	–	23,1	22,7	–	23,1
Largeur	–	11,8	12,2	–	11,5
Tuberculeuse					
Longueur	–	–	9,5	–	–

On peut distinguer du côté droit un alvéole pour la P^2 qui devait être jointive, d'une part à la canine supérieure et d'autre part à la P^3.

La P^3 est relativement épaisse avec un protocône haut, précédé d'un parastyle faible (plus faible que chez *Felis*) situé dans l'angle antéro-interne; il est suivi d'un deutérocône tranchant qui converge avec un cingulum postérieur. Cette dent est implantée à l'oblique par rapport à la carnassière.

La dent carnassière est comparable en gros à une carnassière de Félidé avec un talon situé entre le protocône et un parastyle très développé; le métacône tranchant est modérément développé. Sur CD-795,

Source : MNHN, Paris

un bourrelet externe précède le protocône; sur CD-1142, ce cingulum est faible. Au point de vue métrique, la longueur de la carnassière supérieure varie entre 31,5 et 32,3 mm, la P^3 entre 22,7 et 23,1 mm de longueur et 11,5 et 12,2 mm de largeur. L'alvéole de la tuberculeuse visible sur CD-795 mesure 9,5 mm environ. Si l'on compare à un crâne de Tigre, la carnassière supérieure est de taille semblable mais la P^3 est beaucoup plus forte.

C. Mandibule et dentition inférieure (fig. 57 et 58, tabl. 72)

Aucune des six demi-mandibule n'est complète et aucune ne porte la branche montante complète. Sur CD-614 qui possède une partie de la branche montante, on peut constater que celle-ci est ramassée comme chez *Acinonyx*, et non allongée comme chez *Felis*. L'os mandibulaire est assez rectiligne, plus ou moins

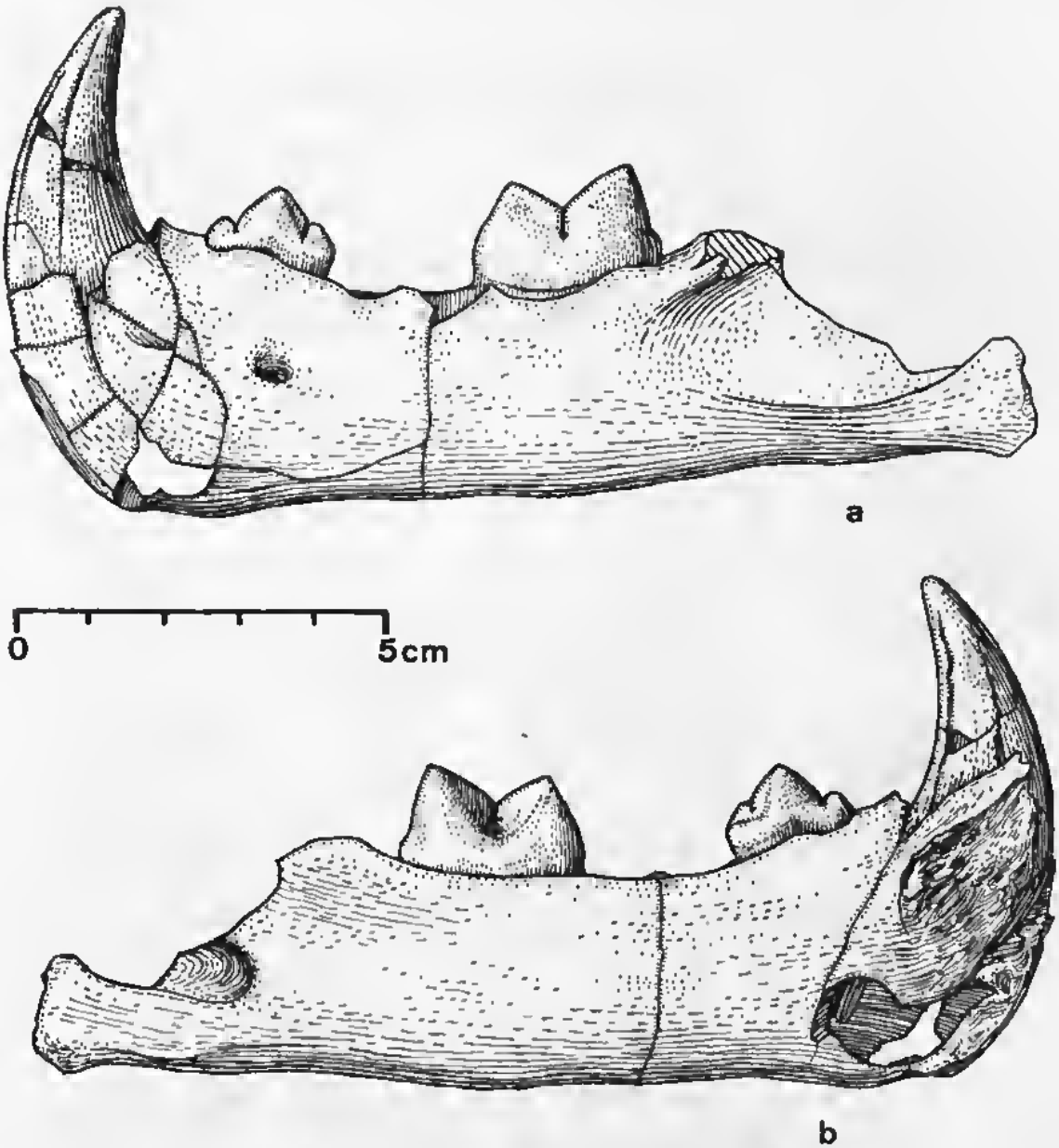


Fig. 57. — *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp., grotte de l'Escale.

Demi-mandibule gauche (CD-762) : *a*. face externe; *b*. face interne.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 72. — *Dentitions inférieures de* Jansofelis *n. g.* vaufreyi *n. sp.* (*grotte de l'Escale*)

Mesures	CD-612	CD-613	CD-614	CD-761	CD-762	CD-763	CD-766	CD-767	CD-771	CD-772	F.S.M. 1048
Longueur totale de la rangée dentaire	94,1	93 env.	–	95,6	–	–	–	–	–	–	–
Longueur des trois dents molaires	61,8	64 env.	–	62,5	62,5	–	–	–	–	–	–
Longueur du diastème	9,1	3 env.	–	7,2	7,0	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la canine	32,0	30,3	25,2	30,8	28 env.	–	–	–	–	–	–
Diamètre antéro-postérieur (au collet)	20,2	19,3	–	19,7	19,1	–	–	–	–	–	–
P_3 Longueur	–	–	–	–	16,8	17,1	–	–	17,5	16,9	–
Largeur	–	–	–	–	8,5	8,5	–	–	8,5	8,9	–
P_4 Longueur	23,1	–	–	22,7	–	22,6	24,2	24,5	–	–	23,5
Largeur	10,6	–	–	11,1	–	11,2	11,9	12,1	–	–	11,3
Carnassière Longueur	24,9	–	26,3	25,3	25,5	25,4	–	–	–	–	24,8
Largeur	11,8	–	13,4	12,5	12,2	11,7	–	–	–	–	11,6
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	33,0	26,2	31,0	29,3	29,9	–	–	–	–	–	29,0
Hauteur de la mandibule en avant de P_4	32,0	30,2	34 env.	31,5	30,6	–	–	–	–	–	31,5

Source : MNHN, Paris

haut et puissant : particulièrement fort sur CD-612 et CD-614, il est au contraire beaucoup plus grêle sur CD-613 et CD-762. Il s'agit peut-être là d'une différenciation sexuelle. En vue occlusale, on peut observer une légère convexité vers l'extérieur de la branche horizontale. La symphyse est courte et bien limitée.

La fosse massetérienne est profonde; elle s'avance jusque sous la carnassière mais ne dépasse pas le protoconide de celle-ci; ses bords sont nets comme chez *Acinonyx* et non diffus comme chez *Felis*.

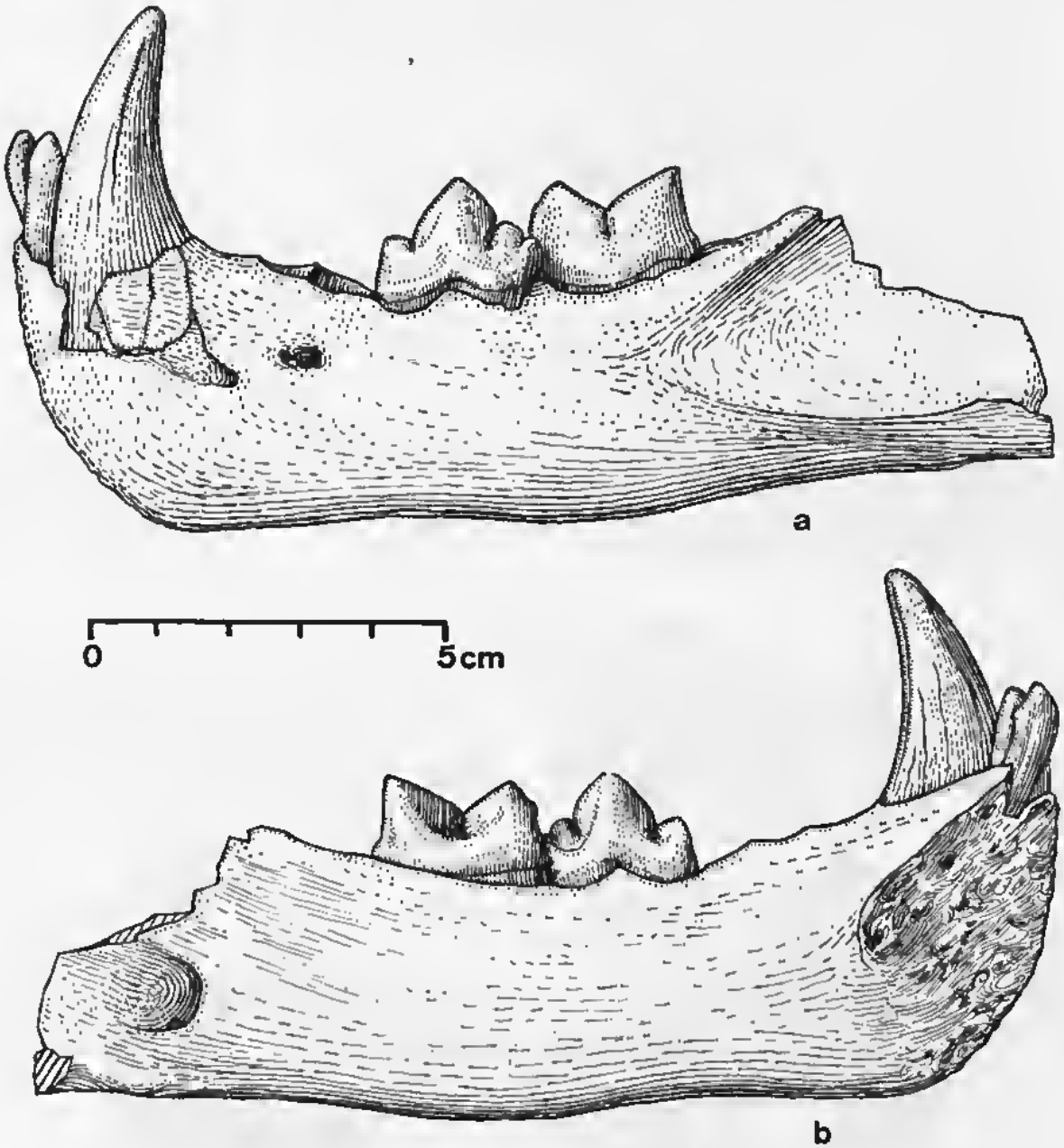


Fig. 58. — *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp., grotte de l'Escale.
Demi-mandibule gauche (CD-612) : *a*. face externe; *b*. face interne.

Trois incisives sont conservées sur CD-612, elles ont une racine assez rectiligne et elles sont jointives avec la canine qui porte une carène à l'angle postéro-interne et antérieur et un sillon sur la face externe de la dent comme chez le Lion. Cependant cette dent est implantée beaucoup plus verticalement que chez *Felis* et son extrémité supérieure est fortement arquée vers l'arrière, comme chez *Acinonyx*.

Source : MNHN, Paris

Le niveau du collet des trois molaires est situé sur une ligne légèrement ascendante depuis la carnassière vers les incisives : il n'y a pas de rupture de pente comme chez *Felis* et comme le diastème C-P_3 est particulièrement court (il n'est que de 3 mm sur CD-613), il est bien évident que nous sommes en présence d'une forme brachygnathe qui est bien différente du genre *Felis* chez lequel le diastème C-P_3 est au moins égal ou supérieur à la longueur de P_3.

L'implantation des trois dents molaires ne laisse aucun vide entre elles; au contraire, les dents sont obliques par rapport à l'axe de la mandibule et disposées en « tuiles de toit ».

Seule, la demi-mandibule CD-762 porte la P_3 en place; c'est une dent allongée dont le protoconide est précédé d'un denticule antérieur à peu près symétrique d'un denticule postérieur (deutéroconide); elle se rapproche de la P_3 de *Felis* et n'a rien de commun avec la P_3 d'*Acinonyx*.

La prémolaire qui lui fait suite est particulièrement puissante et recouvre la partie antérieure de la carnassière. Le protoconide de P_4 est haut, triangulaire, précédé et suivi par des denticules de petite taille; un début de talonide absent chez P_3, se forme au niveau du denticule postérieur, à la suite duquel se développe un cingulum.

La carnassière inférieure est une carnassière de félin très caractéristique par sa simplicité : formée de deux lobes, paraconide et protoconide quasiment symétriques, c'est une dent strictement tranchante. Sur toutes les carnassières inférieures, on peut observer un renflement au collet de la dent, que l'on peut prendre pour un talonide extrêmement réduit. Je n'ai jamais observé de métaconide.

Au point de vue métrique, la longueur des trois molaires varie entre 61,8 et 64 mm, la longueur de la P_3 entre 22,6 mm et 24,5 mm, celle de la carnassière entre 24,8 mm et 26,3 mm, sa largeur entre 11,6 mm et 13,4 mm. La M_1 est plus longue que la P_4.

Toutes ces mesures sont supérieures à celles de l'*Acinonyx* de Saint-Vallier, et comparable à celles des dents de Lion de petite taille (femelle par exemple). Par contre, les mesures de la hauteur de la branche horizontale, sont toutes inférieures à celles d'une mandibule de Lion, qui est plus puissante; l'association de dents de forte taille et d'un os mandibulaire relativement grêle est un des principaux traits caractéristiques de la mandibule du fossile de l'Escale.

D. Dentition de lait (fig. 59)

C'est grâce à un squelette (CD-5) de jeune animal dont les différents os ont été trouvés en connexion, qu'il a été possible de rattacher à la même espèce les os longs décrits plus loin et les dentitions précédentes.

La mandibule (CD-5) est complète : elle porte deux dents de lait dont la carnassière. La fragilité de l'os mandibulaire a permis de faire une fenêtre du côté droit pour voir la morphologie de la carnassière

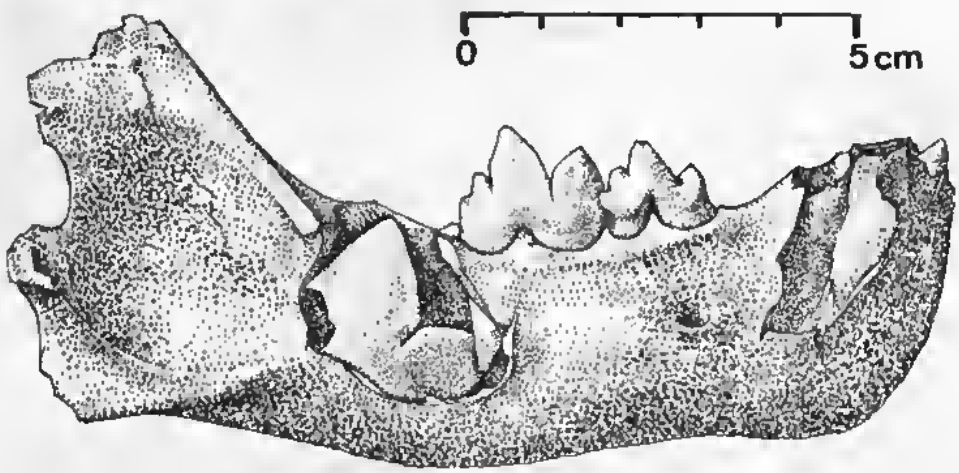


Fig. 59. — *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp.

Demi-mandibule droite de jeune individu avec les dents de lait (CD-5).

Source : MNHN, Paris

définitive et assurer la détermination du fossile. Les incisives et canines définitives ne sont pas encore sorties et seules les incisives médianes sont apparentes. Un diastème net (10,5 mm) sépare la canine de la première dent de lait; comparée à une mandibule de lionceau actuel (coll. Reg. n° 290), la mandibule de l'Escale est plus massive et plus épaisse. La D_3 représente une réduction de la dent définitive (P_3) mais avec un protoconide plus élevé, un denticule antérieur acéré et un denticule postérieur tranchant qui se termine dans un cingulum. L'aspect général est donc plus tranchant que celui de la dent définitive, sans cependant atteindre l'aspect effilé de la première dent de lait de Lionceau qui n'a pas de bourrelet postéricur aussi développé.

La carnassière de lait est formée de deux lobes très aigus, mais le paraconide est plus bas que le protoconide; le métaconide est latéral et se détache bien du corps de la dent, il est beaucoup plus individualisé que sur la carnassière de lait de Lionceau qui n'a pas de talonide, alors qu'on distingue bien celui-ci sur le fossile de l'Escale. La structure de la carnassière de lait de celui-ci est plus complexe [1].

Comme sur les mandibules d'adulte, mais cependant beaucoup plus accentué, on peut constater que la partie antérieure de la mandibule est redressée : le collet des dents molaires est situé à un niveau beaucoup plus bas que celui des incisives et des canines et la rupture de pente se situe au niveau du diastème canine-prémolaire; il n'atteint cependant pas la forme en « bec » caractéristique de la partie antérieure de la mandibule de jeune *Felis*. Sur le fossile la symphyse mandibulaire est très haute et très épaisse.

E. Le squelette post-crânien (fig. 60 et 61, tabl. 73)

1. — *Humérus :* deux humérus fragmentaires sont réduits à leur partie distale. Sur l'un (CD-624), l'extrémité est élargie en éventail avec le pont latéral caractéristique des félidés; sur l'autre (CD-755) on peut observer une crête deltoïdienne particulièrement forte. Comparés à un humérus de Lion d'Afrique occidentale (G-1936-2), les deux os fossiles sont beaucoup plus trapus : l'extrémité distale est plus large et la section médiane de la diaphyse n'est pas arrondie comme chez le Lion, mais ovalaire, car l'os est fortement comprimé transversalement; la crête deltoïdienne est diffuse sur le fossile, son contour n'est pas aussi net que chez les félins actuels. Ces humérus fossiles se rapprochent de ceux de Machairodontidés à squelette lourd, par exemple l'extrémité distale de *Megantereon* de Saint-Vallier (n° 318, Musée de Bâle); dans les deux cas la largeur distale atteint 75 mm. Par contre, il n'y a aucun rapport avec l'humérus élancé et grêle d'*Acinonyx pardinensis* d'Etouaires.

2. — *Cubitus :* sur trois cubitus incomplets on peut voir que la diaphyse est comprimée transversalement; il est probable que l'os complet n'atteignait pas la longueur du cubitus de Lion actuel. Chez celui-ci, la largeur de la diaphyse diminue régulièrement vers l'extrémité distale alors qu'elle reste constante chez le fossile; l'articulation humérale est large, plus large que chez le Lion. On ne peut faire aucun rapprochement avec *Acinonyx*, par contre la lourdeur de l'os permet de le comparer à un cubitus de *Megantereon* provenant du Val d'Arno et conservé au Musée de Bâle (Va i 201), dont il n'atteint cependant pas l'épaisseur (au niveau de l'articulation radiale, le cubitus de *Machairodus* du Val d'Arno mesure 49,2 mm, celui de Püspükfürdö : 51 mm, celui de Saint-Vallier mesure 46,9 mm; à l'Escale seulement 44 et 45 mm). D'autre part, on ne retrouve pas sur les cubitus de l'Escale, la gouttière qui longe la diaphyse des cubitus de Machairodontidés, ni la carène postérieure que l'on peut suivre sur presque toute la longueur de l'os.

3. — *Radius :* un radius (CD-757) porte l'extrémité distale non épiphysée mais jointive. La diaphyse est très aplatie antéro-postérieurement et l'extrémité distale porte une apophyse styloïde assez réduite; la face articulaire est creusée en son centre et sur la face antérieure de l'os on peut discerner une carène légère. Là encore, aucune comparaison n'est possible avec le radius d'*Acinonyx* qui est particulièrement allongé et frêle. Par rapport au Lion, la diaphyse est plus courte, assez large, mais la face inférieure est plate, carénée sur les bords et sans insertion musculaire très forte; la taille est comparable à celle d'un radius de *Megantereon* (exemplaire du Val d'Arno et de Saint-Vallier). La diaphyse est cependant plus grêle et plus lisse à l'Escale; celle du *Megantereon* est fortement tordue en S, ce qui est à peine visible à l'Escale, et il porte sur sa face interne de très fortes insertions musculaires, inexistantes à l'Escale. La face articulaire distale est restreinte sur le *Megantereon* car elle représente 74 % de la largeur distale maxima du cubitus du Val d'Arno, 70 % sur un cubitus de Saint-Vallier, mais atteint 86 % à l'Escale.

1. *Mesures :*	CD-5
Longueur totale de la mandibule	117,5
Diastème	10,2
D_3 longueur	13,2
largeur	6,2
D_4 longueur	17,8
largeur	7,0
Hauteur de la mandibule sous D_4	28,5
Hauteur de la mandibule sous D_3	39,5

Source : MNHN, Paris

4. — Deux pattes dont les éléments ont été trouvés en connexion appartiennent l'une (CD-2553) à un très jeune animal et aucun métacarpien, ni aucune phalange n'est complète; l'autre (CD-2514) provient d'un jeune adulte et seuls les métacarpiens sont incomplets (fig. 61) [1].

Il y a les épiphyses distales du cubitus et du radius trouvées en connexion avec les *carpiens :* le scapholunaire droit et deux pisiformes droit et gauche, sont assez semblables à ceux du Lion : même volume, même disposition des facettes articulaires. Le magnum est aussi semblable mais la face articulaire en relation avec les métacarpiens est plus étroite; l'unciforme droit est un peu plus petit, plus étroit : la face articulaire en relation avec les métapodes est aussi plus étroite. Le pyramidal est moins massif, avec un étranglement médian beaucoup plus accentué que chez le Lion. Le trapèze du félin de l'Escale se distingue de celui du Lion par une crête acérée qui coupe à l'oblique sa face supérieure, ce qui n'existe pas chez le Lion. Le trapézoïde est moins épais et porte sur sa face supérieure une gouttière pour l'arête inférieure du scapholunaire ce qui est beaucoup moins net sur le trapézoïde de Lion.

TABLEAU 73. — *Squelette de* Jansofelis *n. g.* vaufreyi *n. sp.* (*grotte de l'Escale*)

Humérus	*CD 624*	*CD 755*		
Largeur de la diaphyse	21,8	22,5		
Largeur de l'extrémité distale	70 env.	75,5		
Cubitus	*CD 617*	*CD 618*	*CD 756*	
Épaisseur au niveau de l'articulation radiale	45,5 env.	44,5 env.	44,9	
Radius	*CD 615*	*CD 616*	*CD 757*	
Largeur de la diaphyse	22,5	21,8	22,9	
Largeur de l'extrémité distale	–	–	46,8	
Fémur	*CD 619*	*CD 620*	*CD 621*	*CD 622*
Largeur médiane de la diaphyse	24,9	26,9	25,9	24,0
Tibia	*CD 623*	*1527*		
Largeur médiane de la diaphyse	21,5	–		
Largeur de l'extrémité distale	–	50 env.		

Les *métacarpiens* sont tous plus grêles que ceux du Lion. Le MC1 en forme de phalange a sa diaphyse légèrement tordue sur elle-même; le MC2 ne présente pas à son extrémité proximale un décrochement aussi accentué que le MC2 de Lion et son articulation supérieure est presque plane. Les MC3, MC4 et MC5 ont leur tête proximale moins élargie; MC5 apparaît comme plus rectiligne que chez le Lion.

Les phalanges : 8 premières phalanges sont très caractéristiques avec leur diaphyse arquée et l'échancrure médiane de l'articulation supérieure qui est très accentuée. Les *secondes phalanges* sont aussi fortement arquées, la diaphyse est comprimée transversalement, leur extrémité distale est déplacée vers l'intérieur. A la partie proximale de la diaphyse, il y a comme chez tous les félins une dépression arrondie, sur la face inférieure. Quant aux 7 *phalanges unguéales*, elles dénotent de très fortes griffes de taille égale ou supérieure à celles du Lion.

Je peux ajouter à ces descriptions celles de quelques os isolés : un scapholunaire (CD-747), un magnum (CD-744), cinq métacarpiens (CD-814, CD-716, CD-661, CD-660 et C-1843) et deux secondes phalanges (CD-659 et CD-656); il y a aussi un curieux os esrpien qui provient de la soudure de l'unciforme et du magnum (CD-743).

5. — *Fémur :* là encore, ce sont des os incomplets. La diaphyse est de section arrondie sur la face antérieure, plane sur la face postérieure; les trochanters paraissent peu développés. Cet os est assez proche, par sa forme, du fémur de *Megantereon* (Musée de Bâle, L.P. 19) proveusnt de Perrier-Pardines.

6. — Deux *rotules* (CD-671 et CD-828) sont de forme allongée; elles sont beaucoup plus épaisses à l'extrémité distale qu'à leur partie proximale; la rotule de Lion est beaucoup moins haute et plus étirée longitudinalement.

1. Il s'agit en réalité de deux pattes avant dont les éléments sont mélangés.

Source : MNHN, Paris

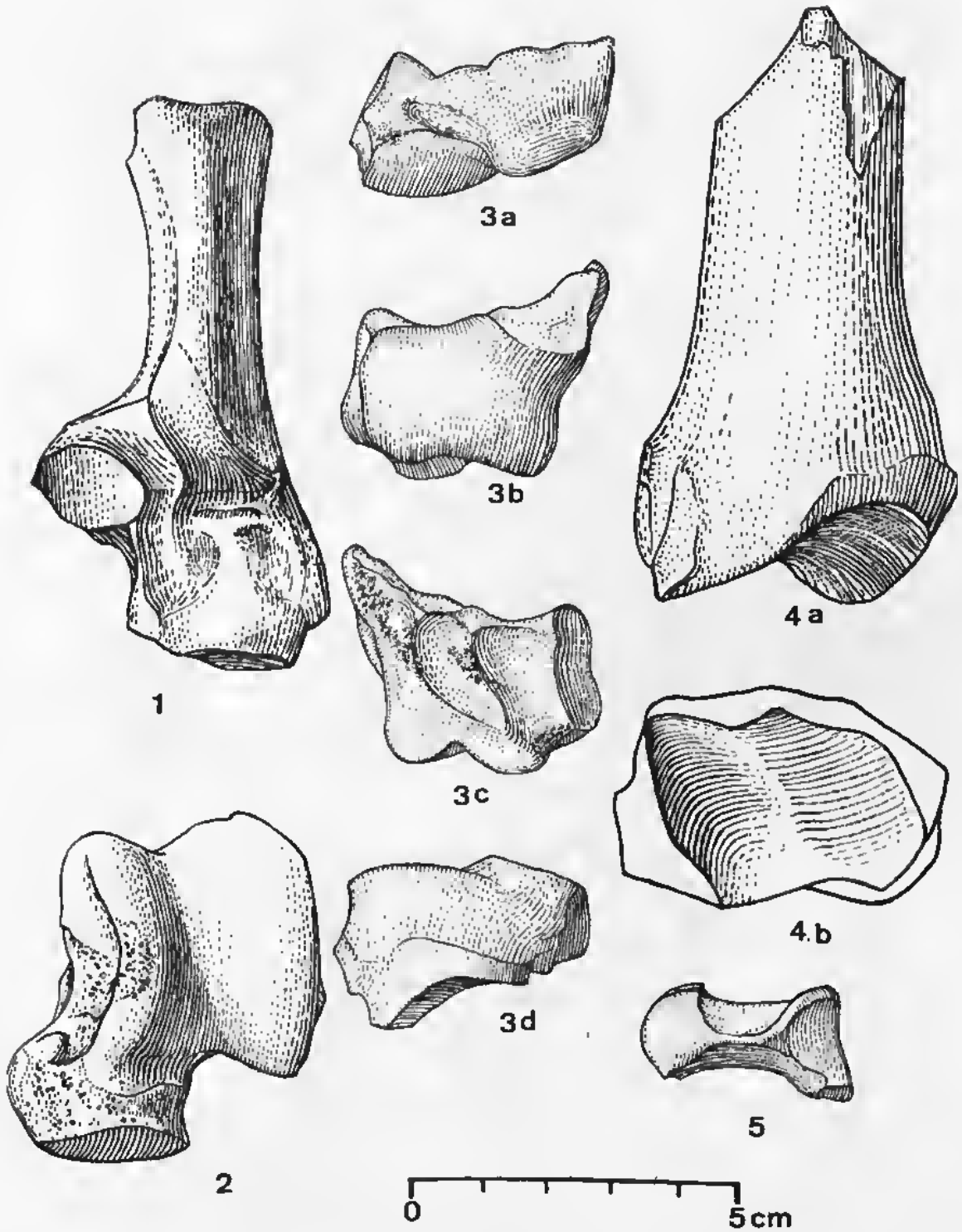


Fig. 60. — Squelette de *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp.

1. Calcanéum gauche, face supérieure (CD-754).
2. Astragale gauche, face supérieure (CD-728).
3. Scapholunaire droit (CD-2514) : 3*a*. face postérieure; 3*b*. face supérieure; 3c. face inférieure; 3*d*. face antérieure.
4. Extrémité distale de tibia (CD-1527). 4*a*. face antérieure; 4*b*. épiphyse distale.
5. Pisiforme droit, face supérieure (CD-2514).

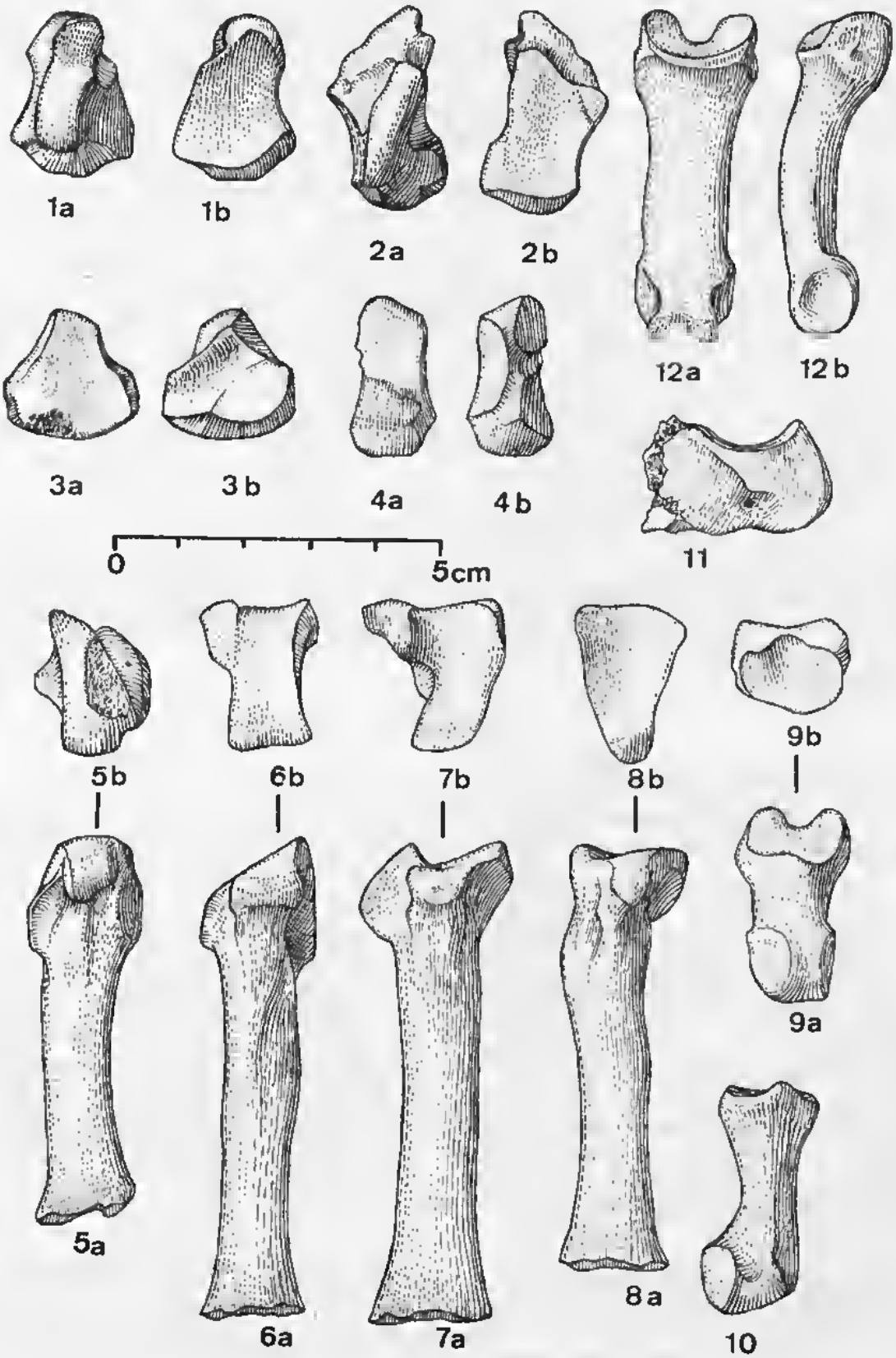
Source : MNHN, Paris

Fig. 61. — *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp., grotte de l'Escale.

Patte avant droite dont les éléments ont été trouvés en connexion anatomique (CD-2514)

1. Unciforme droit : 1*a*. face supérieure; 1*b*. face inférieure.
2. Magnum droit : 2*a*. face supérieure; 2*b*. face inférieure.
3. Trapézoïde droit : 2*a*. face supérieure; 3*b*. face inférieure.
4. Trapèze droit : 4*a*. face supérieure; 4*b*. face inférieure.
5. Cinquième métacarpien droit : 5*a*. face postérieure; 5*b*. épiphyse supérieure.
6. Quatrième métacarpien droit : 6*a*. face postérieure; 6*b*. épiphyse supérieure
7. Troisième métacarpien droit : 7*a*. face postérieure; 7*b*. épiphyse supérieure.
8. Deuxième métacarpien droit : 8*a*. face postérieure; 8*b*. épiphyse supérieure.
9. Premier métacarpien droit : 9*a*. face postérieure; 9*b*. épiphyse supérieure
10. Deuxième phalange, face antérieure.
11. Phalange unguéale, profil.
12. Première phalange : 12*a*. face antérieure; 12*b*. profil.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

7. — *Tibia :* sur R-1527 (fig. 60), qui provient d'un adulte, l'extrémité distale est complète. Les deux faces articulaires distales sont obliques et peu profondes, l'une cependant est bien creusée en forme de gouttière comme chez les félins; cela permet d'éliminer le genre *Ursus*. Cet os long d'adulte est plus robuste que les tibias de Lion et de *Machairodus* (largeur distale chez ce dernier 33,2 mm alors que le fossile de l'Escale mesure 50 mm), ce qui permet de penser que les autres os ne sont comparables à ceux de *Megantereon* que parce qu'il s'agit d'os non épiphysés, mais qu'en réalité, chez l'adulte, ils devaient dépasser en taille et en robustesse les os longs de Machairodontidés.

8. — Trois *calcanéums* (CD-629, CD-630, CD-754) ne sont pas ossifiés et un qustrième (CD-830) est trés incomplet. On peut les comparer à un calcanéum de jeune Lion de même âge (coll. Regalia n° 288) qui est aussi non ossifié. A âge égal, le félin de l'Escale possède un calcanéum plus comprimé transversalement et moins haut, donc beaucoup plus trapu que chez le Lion. Sur le côté externe, la partie distale présente une dépression longitudinale qui n'existe pas chez le Lion, chez lequel cette partie est plane, voire même légèrement convexe (fig. 60).

9. — Qustre *astragales* (CD-631, CD-753) ont été trouvés en connexion avec deux des calcaneums ci-dessus (CD-630 et CD-754). Deux autres (CD-633 et CD-728) ont été trouvés isolément. Par rapport à l'astragale du jeune Lion actuel, celui du félin de l'Escale est plus petit, plus comprimé transversalement; la poulie astragalienne est plus étroite, la tête en relation avec le naviculaire est un peu moins rejetée vers l'intérieur et se trouve plus dans l'axe de l'os. Sur la face inférieure, la plus petite facette (en relation avec le calcaneum) est plus étroite, de forme losangique à limites nettes, alors que chez le Lion, cette facette est plus large avec des limites inférieures diffuses (fig. 60).

10. — Les *tarsiens :* deux *naviculaires* (CD-746 et CD-845) sont presque identiques à ceux du Lion. On peut soulement noter une différence : à la face supérieure, l'os est plus large dans l'angle interne.

Deux *cuboïdes* (CD-635 et CD-3514) sont de volume un peu moindre que chez le Lion et sont plus trapus.

Un *troisième cunéiforme* (CD-745) paraît ne pas se distinguer de celui du Lion.

11. — Sur cinq *métatarsiens*, un seul possède la poulie distale (CD-815) il s'agit d'un deuxième métatarsien. Il y a peu de ressemblance avec le deuxième métatarsien de Lion car l'os est plus grêle, plus rectiligne, sans décrochement de l'extrémité proximale vers l'extérieur comme celà existe chez le Lion. On peut observer la même chose sur C-1844 qui est incomplet. Trois troisièmes métatarsiens (CD-1209, CD-2514 et CD-7640) représentent en plus petit et en plus court le même métapode que celui du Lion. Un quatrième métatarsien (CD-7441) présente sur la face inférieure, environ au tiers supérieur de la diaphyse, une très forte insertion musculaire en creux que je n'ai pas rencontrée chez le Lion.

F. Comparaisons

1. *Comparaisons avec les Félidés plio-quaternaires d'Europe* (tableau 74-75).

Si l'on fait un bilan des résultats de l'étude ci-dessus, on constate que le grand félin de l'Escale présente à la fois des caractères d'*Acinonyx*, de Lion et de *Megantereon*, mais aussi des caractères qui lui sont propres.

a. Du Guépard (*Acinonyx*) il possède la face brachygnathe, la hauteur de la mandibule, la forme nette et bien découpée de la fosse massetérienne qui vient se terminer sous le bord postérieur de la carnassière, la disposition des trous mentonniers, l'insertion des incisives situées en avant de la canine, celle des dents molaires « disposées en coulisse » (on le voit parfois chez le Guépard villafranchien).

Mais certaines différences fondamentales existent avec le fossile de l'Escale; celui-ci est de taille plus forte, à dents plus larges et plus robustes (P_3 en particulier), toujours disposées en « tuiles de toit »; les branches de la mandibules sont modérément arquées et le diastème est égal ou inférieur à celui de Guépard de Saint-Vallier. Relevons encore : les incisives et les canines robustes, celles-ci portant toujours sur leur face externe un sillon profond; la carnassière supérieure qui présente un fort talon interne avec toujours un denticule externe; la P_3 est sans cingulum postérieur et je n'ai jamais observé de métaconide à la carnassière inférieure dont le lobe postérieur a tendance à dominer le lobe antérieur. L'étude du squelette enfin permet d'éliminer toute idée de rapprochement car il n'y a rien de commun entre le Guépard, animal coureur par excellence, et le félin de l'Escale au squelette lourd [1].

1. Il semble d'ailleurs que ce soit pas dans ce sens qu'ait évolué le Guépard villafranchien : E. Thenius (1953) a décrit, provenant du gisement d'Hundsheim, les restes rares d'un Guépard particulier : *Acinonyx intermedius;* cette espèce est caractérisée par un diastème de la mandibule très court et des extrémités (Mc V) un peu plus gonflées que celles de l'espèce actuelle. L'auteur situe ces restes comme étant intermédiaires entre la forme samménienne de Nihowan et l'espèce actuelle (d'où son nom spécifique). La dentition, plus frêle qu'à Saint-Vallier, correspond assez bien à l'idée que l'on pourrait se faire d'une espèce en voie de dégénérescence.

Source : MNHN, Paris

b. Du Lion *(F. Leo)*, il possède la carnassière supérieure au talon bien développé situé antérieurement au niveau de l'incisure entre le parastyle et le protocône mais plus étroitement lié au protocône; la robustesse et la longueur des dents et en particulier celle de la canine, l'allongement de la P_3 (qui ne possède pas de cingulum postérieur), l'inégalité des deux lobes de la carnassière inférieure chez laquelle le protoconide domine le paraconide, l'absence régulière du métaconide chez celle-ci, l'aspect général des carpiens et des tarsiens. Mais il ne possède pas le museau allongé (le diastème C-P_3 du Lion varie selon Del Campana (1915) entre 21 et 33 mm); et ceci d'autant plus sûrement que l'on connaît dans des gisements d'âge assez proche de celui de l'Escale, un vrai *Felis* que S. Schaub (1949) a isolé sous le nom de *Felis toscana* et qui présente à la mandibule un diastème C-P_3 [1] et un véritable « bec de felidé », très caractéristique (localité de Castelfranco, Sammezanno du Val d'Arno supérieur, Olivola). Il est cependant incontestable que trouvées isolément les dents larges et robustes du fossiles de l'Escale feraient penser au Lion et que l'allongement de la P_3, sur la forme italienne, qui représente 69 et 73 % de la longueur de la carnassière inférieure s'approche des 65 et 67 % observés sur le Félin de l'Escale, mais le mode d'articulation mandibulaire ainsi que la morphologie de la bulle tympanique empêchent tout rapprochement.

TABLEAU 74. — *Félins actuels, d'après Del Campana, 1915*

Mesures	*Felis leo*	*Acinonyx jubatus*
Dents inférieures		
Diastème C-P_3	33 –27 –32 –21	–
Hauteur de la mandibule sous M_1	50 –41,5–41,5–33 –26,6	–
P_3 Longueur	16 –19 –16,5–14,6	13 –12,7–11,3
P_4 Longueur	24,5–26,8–26 –21,8	16,4–15,2–14,7
M_1 Longueur	24 –21,2–28 –23 –28	17,8–16,5–16 –17,4
Diamètre antéro-postérieur de la canine	21 –24 –23 –20	–
Dents supérieures		
P^3 Longueur	22,2–24,2–24,6-19,5	14,7–14,4–12,5–14
P^4 Longueur	34,6–35 –36,6–29,3	23 –23,7–20 –21

c. Du *Megantereon* il possède la lourdeur des os longs et des métapodes. Mais le fossile de l'Escale ne possède pas la dentition, ni même le début de spécialisation des Machairodontidés.

d. Il ne semble pas non plus, qu'il y ait de rapports avec le genre tertiaire *Therailurus* (Piveteau, 1948) provenant du Pliocène du Roussillon qui présente un long diastème C-P_3 et un grand développement de l'apophyse paroccipitale.

e. *Les caractères originaux* de ce fossile sont essentiellement liés au mode de mastication et à la structure de la bulle tympanique qui ne se retrouvent chez aucun des groupes précédents; la conformation de la cavité glénoïde dénote une possibilité de broyer les os qui est confirmée par la robustesse de la dentition, principal trait original de ce fossile.

f. *Félins fossiles de Hongrie.* On ne connaît actuellement pas en Europe, de restes de Felidés fossiles répondant à l'ensemble des caractères observés chez celui de la grotte de l'Escale; mais il est possible cependant qu'il existe à *Gombaszög* un félin comparable à celui de l'Escale. Dans ce gisement, Kretzoi (1938) a décrit un *Leo gombaszögensis* uniquement représenté par des dents isolées. L'auteur le décrit comme un Lion de petite taille, dont la carnassière supérieure porte un fort deuterocône penché vers l'avant et un paracône faible (longueur : 32,9 mm et largeur : 19,0 mm). La P_3 est longue, puissante, avec un denticule antérieur donc de morphologie primitive, elle mesure 17,1 mm.

1. Le diastème C-P_3 de *Felis toscana* varie entre 17 et 22 mm.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 75. — *Dentitions de Félins Plioquaternaires*

MESURES	*Jansofelis n. g. vaufreyi n. sp.* L'ESCALE (Extrêmes)	*Acinonyx pardinensis* Saint-Vallier (J. VIRET, 1954)	*Acinonyx intermedius* Hundsheim (THENIUS, 1953)	*Sivafelis pleistocaenicus* Nihowan (TEILHARD et PIVETEAU, 1930)	*Sivafelis pleistocaenicus* Chine du Nord (ZDANSKY, 1925)	*Sivafelis brachygnathus* Siwaliks (PILGRIM, 1932)	*Felis toscana* Italia (Dal Campana, 1915)
Dents inférieures							
Diastème C-P_3	3 env.– 9,1	–	5,6	–	7,5	6,4 –10,1	17 –22 –20
Hauteur de la mandibule sous M_1	26,2 –33,0	–	25,0	–	31	32 –30	31,5 –34 –27
P_3 Longueur	16,8 –17,5	–	12,8	14	17	13,1 ? –17,2	17–16,5–15 env.–15,2–16,2
P_4 Longueur	22,6 –24,5	19,2–19,2–20,1	16,2	18,5	20	19,0 –19,0	22–21,2–21 –20 –21,3
M_1 Longueur	24,8 –26,3	21 –20,3–21	–	–	23	22,5 –23	29 –22,6–21,2 –21,5–23,3
Largeur	11,6 –13,4	11 – 9,6–11	–	–	–	– –	–
Diamètre antéro-postérieur de la canine	19,1 –20,2	–	9,2	10	–	14 env.–13,4	20 –18 –20 –18 –
Dents supérieures							
P^3 Longueur	22,7 –23,1	–	–	–	–	– –	22,3–24 –21 –17,5
P^4 Longueur	31,5 –32,3	28,5–26,5–27,8–25,9	–	–	–	– –	31,8–29 –31,6 –26,8
Largeur	16,4 –18,7	12,7–11 –14,1–11,8	–	–	–	– –	–

Source : MNHN, Paris

La P_4 se termine par un cingulum puissant situé à la partie postérieure de la dent. La M_1 est allongée et mesure 22,2 mm sur un exemplaire et 20,0 mm sur un autre. La canine est relativement faible.

L'auteur distingue ce fossile des formes récentes parce que le paracône de P^4 est plus faible, alors que le talon est plus puissant, la P_3 est primitive, la M_1 plus allongée.

Kormos a aussi signalé une forme semblable qu'il rapporte à *Leo* sp. indet, à Villany.

Les restes de félin de Kövesvarad, en Hongrie aussi, d'âge Biharien, étudiés par D. Janossy (1963) et rapportés par cet auteur à *Léo gombaszogensis* sont moins caractéristiques : cette espèce est représentée par une première phalange, une deuxième phalange, un fragment d'humérus, un mésocuméiforme, deux fragments de Mc2 et une M^1. D'après D. Janossy, ils dénotent un félin de la taille d'un petit Lion, mais les mesures de la première phalange (31 mm de longueur et 18 mm de largeur) sont beaucoup trop faibles pour pouvoir être comparées à celles du félin de l'Escale, et sembleraient plus proche de ce que l'on imaginerait chez *Felis lunellensis* n. sp. de Lunel-Viel (voir plus loin) qui est de la taille d'une grosse Panthère.

2. *Comparaisons avec les Felidés du Tertiaire d'Asie.*

a. Le genre *Metailurus* (Pontien de Chine) décrit par O. Zdansky en 1925, possède une canine supérieure dont le rapport longueur/largeur (18,7 × 11,5 mm) n'est pas de type machairodonte, une P^4 à fort talon et un diastème C-P^3 court (4,3 mm); mais la P^2 manque, contrairement à ce que l'on observe sur le fossile de l'Escale, et à la mandibule la canine inférieure ne porte pas les sillons externes observables chez les vrais chats; le diastème C-P_3 atteint 9 mm, et la M_1 porte un métaconide rudimentaire.

b. Parmi les Félins décrits par O. Zdansky (1924), le *Felis paleosinensis* du Pliocène supérieur du Honnan (Chine) présente un diastème relativement court à la mâchoire supérieure (2,8 mm), mais le diastème de la mandibule mesure 16,2 mm ce qui élimine, avec la taille générale plus réduite, tout rapprochement avec le félin de l'Escale.

c. En 1884, Lydekker a décrit provenant des Monts Siwaliks (Pinjor Stage) en Inde, deux branches mandibulaires sous la dénomination de *Felis* (? *Cynaelurus*) *brachygnathus*. Ces deux mandibules, de taille inférieure à celles de l'Escale, présentent un diastème court (6,4 et 10,1 mm) et l'une en particulier, n° 16537, le même allongement de la P_3; c'est la raison pour laquelle, à l'encontre de Matthew (1929) qui les groupe sous la dénomination de *Felis brachygnatha*, Kretzoi (1927) les dissocie en deux espèces distinctes et même deux genres distincts : l'une se rapportant à *Abacynonyx* n. g., l'autre à *Sivapanthera* n. g. *Lydekerri* n. sp. Pour Pilgrim (1932) les deux mandibules des Siwaliks appartiennent au même genre qu'il dénomme *Sivafelis* et à la même espèce : *S. brachygnathus*; pour cet auteur, les différences relevées par Kretzoi ne seraient qu'apparentes : la P_3 de la mandibule 16573 étant cassée et la position exacte de la fosse massetérienne mal visible à cause de la gangue qui recouvre le fossile. On ne connait pas la dentition supérieure de ce fossile; par contre Pilgrim rapporte à *Sivafelis potens*, qui est de taille inférieure, une carnassière supérieure isolée qui porte un fort talon : ce qui isole bien le genre *Sivafelis* du genre *Acinonyx* [1]. Il est possible que le grand Félin de l'Escale ait une parenté avec ce genre *Sivafelis* du Pliocène supérieur mais il existe encore de trop grandes inconnues (en particulier morphologie du crâne, du squelette, de la dentition supérieure) pour pouvoir tenter un rapprochement.

Je pense nécessaire de donner à ce fossile un nouveau nom générique et je propose de l'appeler *Jansofelis vaufreyi*.

J'ai choisi le nom générique de *Jansofelis* afin de rappeler que le gisement d'origine de ce fossile est situé à Saint-Estève-Janson et que sa position phylétique n'est pas très éloignée du genre *Felis* dont il possède certains caractères.

J. vaufreyi car je dédie cette nouvelle espèce à la mémoire du professeur Vaufrey dont les travaux ont permis une meilleure connaissance du Quaternaire et dans le laboratoire duquel ce travail a pu être mené à bien.

Diagnose : felin d'une taille proche de celle du Lion. La bulbe tympanique est petite et globuleuse. La cavité glénoïde est courte et permet des mouvements divers de la mandibule. La face dénote un animal brachygnathe. La dentition est massive et les molaires sont disposées en « tuiles de toit ». A la mâchoire supérieure, la canine porte un sillon profond sur sa face externe; la carnassière supérieure possède un fort talon

1. En Chine, Zdansky (1925) a décrit un *Acinonyx pleistocaenicus* qui est de forte taille et que Pilgrim intègre aussi au genre *Sivafelis; S. pleistocaenicus* diffère de *S. brachygnathus* par sa symphyse plus longue, sa canine plus forte, la présence d'un métaconide à la carnassière inférieure et la position plus postérieure des incisives; tous ces caractères l'éloignent du Félin de l'Escale.

Source : MNHN, Paris

interne et un denticule externe. La branche horizontale de la mandibule est relativement haute. La fosse massétérienne est nette et bien découpée. Les incisives sont insérées en avant de la canine, le diastème C-P_3 est faible. La P_3 est une dent robuste sans cingulum postérieure dont la longueur représente environ 65 % de celle de la carnassière inférieure; la carnassière inférieure ne porte pas de métaconide et le protoconide domine le paraconide. Les os longs et les métapodes sont massifs et lourds.

La présence de ce fossile parmi la faune de la grotte de l'Escale renforce le caractère particulier des faunes mindéliennes du Midi de la France; comme le Thar (*Hemitragus*) parmi les Artiodactyles, ce grand félin n'a pas de relation avec les faunes villafranchiennes ante-mindéliennes, ni avec les Carnivores du Quaternaire supérieur qui lui succèdent. Il représente exactement le type de l'espèce immigrante qui n'a pas pu s'adapter, soit à cause des conditions climatiques particulièrement rigoureuses de la glaciation de Mindel, soit parce qu'il n'avait plus aucun potentiel évolutif.

III. GENRE *FELIS* s. l.

C'est certainement le genre dont l'étude est la plus difficile. Arrivés très rapidement à une spécialisation poussée, les Felidés n'évoluent que très lentement, ce qui ne s'accorde pas facilement avec la brièveté des temps quaternaires.

Le sous-genre Lynx.

Caractères généraux des Lynx actuels (tableau 76).

Dans la nature actuelle, on rencontre deux espèces de Lynx dont je pense nécessaire de rappeler ici les caractères distinctifs.

Le grand Lynx (*Lynx lynx*), dont la localité type est Uppsala en Suède et dont la répartition géographique s'étendait à l'Europe moyenne depuis l'extrême Nord jusqu'aux Pyrénées, ne subsiste à l'heure actuelle qu'en Scandinavie. Il se caractérise par une longueur des molaires inférieures de l'ordre de 35 mm. Sa carnassière inférieure a un bord postérieur oblique orné d'un métaconide de petite taille situé sur un cingulum rudimentaire; celle du Lynx d'Espagne (*Lynx pardellus* ou *L. pardina*, suivant les auteurs) possède un bord postérieur vertical sans cingulum, ni cuspide surnuméraire et il est de plus petite taille.

TABLEAU 76. — *Principales mesures dentaires des Lynx actuels d'après Miller, 1912*

Mesures	Lynx d'Espagne	Lynx boreal
	extrêmes	extrêmes
Crâne		
Longueur condylo-basale	115-127	108-143
Dentition supérieure		
Longueur de la carnassière supérieure	14 à 16	18,6 à 19,4
Longueur des 2 prémolaires supérieures	23,6 à 27	29,4 à 31
Dentition inférieure		
Longueur de la carnassière inférieure	12,2 à 13,8	14 à 16
Longueur des 3 dents molaires inférieures	27 à 32	36 à 38

FELIS (*Lynx*) *SPELAEA* M. Boule, 1906

Tableaux 77 à 87.
Planche XXIV.

Le Lynx quaternaire semble apparaître au Quaternaire moyen, après la disparition du *Lynx issiodorensis* localisé dans les niveaux du Quaternaire ancien (villafranchien).

Source : MNHN, Paris

Dès le Mindel supérieur, il est bien représenté dans la faune de l'Escale qui a livré les restes d'au moins neuf individus. Dans ce gisement, la majorité des ossements de Lynx proviennent des niveaux moyens et supérieurs tandis que la couche G, interstadiaire, n'a donné qu'une demi-mandibule qui porte la P_4 droite, une extrémité distale de tibia et une extrémité proximale de radius.

Ce matériel de l'Escale est relativement abondant par rapport aux gisements de même âge d'Europe occidentale, et il nous servira de base pour définir les caractères du *Felis* (*Lynx*) *spelaea* à son apparition en Europe.

A Lunel-Viel, gisement dont l'âge est immédiatement postérieur à celui de l'Escale, les restes de Lynx sont beaucoup moins abondants mais j'ai pu étudier quelques éléments qui se rangent sous la même dénomination spécifique.

Au Quaternaire supérieur, enfin, les Lynx deviennent les Félidés les plus courants dans les gisements du Sud-Est de la France; ils sont fréquents dans les couches d'âge würmien, et le matériel des grottes de Grimaldi, étudié par M. Boule, représente à l'heure actuelle un ensemble remarquable qui n'a pas encore eu d'équivalent.

A. Matériel étudié (grotte de l'Escale)

1. *Crânes.*

B-611 : Crâne complet aplati dorso-ventralement avec la dentition complète, sans les incisives. Adulte.
D-914 : Crâne complet très déformé avec la dentition complète, sans les incisives et M^1. Adulte.
H-7622 : Crâne complet dont la face inférieure est en mauvais état et ne porte que la carnassière supérieure gauche. Adulte.
H-7633 : Crâne en deux parties qui porte les 2 carnassières supérieures et les 2 P^3. Adulte.

2. *Mâchoires supérieures isolées.*

B-40 : 2 carnassières, 2 P^3 et 2 canines isolées mais provenant de la même mâchoire. Adulte.
CD-610 : Fragment d'une mâchoire supérieure gauche qui porte la carnassière, P^3 et la canine. Adulte âgé.

3. *Mandibules.*

B-37 : Demi-mandibule droite qui porte la canine P_3, P_4 et M_1. Adulte.
B-54 : Demi-mandibule gauche qui porte P_3, P_4 et M_1 cassée. Adulte.
B-1323 : Fragment de mandibule qui porte P_4 et M_1 gauches. Adulte.
B-2080 : Demi-mandibule droite qui porte P_3, P_4 et M_1. Branche montante cassée. Adulte.
D-4 : Fragment de mandibule droite qui porte P_4 et M_1 droites. Branche montante cassée. Adulte âgé.
G-5370 : Fragment de mandibule qui porte P_4 droite.
H-2117 : Demi-mandibule gauche portant la carnassière inférieure seule. La branche montante est encore inserrée dans le bloc de brèche. Adulte.
H-2313 : Demi-mandibule droite qui porte P_3, P_4 et M_1. Branche montante cassée. Adulte.
H-2316 : Fragment de mandibule qui porte la canine et la P_3 droites. Adulte.
H-2342 : Demi-mandibule gauche qui porte la canine, P_3, P_4 et M_1. Branche montante cassée. Adulte âgé.
H-6983 : Demi-mandibule droite qui porte C, P_3 cassée, P_4 et M_1, branche montante cassée. Adulte.

B. Crânes et dentitions supérieures (tabl. 77, 84 et 85, fig. 62)

Sur les quatre crânes fournis par la grotte de l'Escale, deux proviennent de l'ensemble inférieur, deux de l'ensemble supérieur; l'aspect général est globuleux tout à fait comparable à celui des crânes de Lynx actuels.

1. *Crâne.*

La longueur condylo-basale varie entre 130 et 135 mm; sur le grand Lynx actuel, elle est de 140 mm environ et varie entre 115 et 127 mm selon Miller (1912) sur le Lynx d'Espagne. Le crâne d'Ardé appartenant au *Lynx issiodorensis* mesure 145 mm.

2. *Dentition supérieure.*

La canine gonflée porte les deux sillons caractéristiques des Lynx. Le diastème entre la canine et la P^3 varie entre 5,2 mm et 8 mm et n'atteint pas les valeurs extrêmes du *Lynx issiodorensis* de Saint-Vallier. La P^3 est assez large avec un protocône haut, flanquée par un denticule postérieur qui précède un métastyle en forme de bourrelet. On peut constater l'absence de bourrelet antéro-interne sur CD-610 et D-914 ou au contraire la présence d'un léger bourrelet plus ou moins individualisé en denticule sur B-40.

Source : MNHN, Paris

La carnassière présente un parastyle net et bien développé isolé en denticule saillant, suivi d'un protocône haut et médian et d'un métacône allongé et bas. Le talon, net, est situé à la hauteur du bord antérieur du protocône; il fait corps avec la dent et ne porte pas de cuspide très visible sur CD-610 et D-914, et seulement une légère pointe sur B-611 et B-40.

La M^1 est perpendiculaire au métacône, elle n'est conservée que sur B-611 et paraît présenter une pointe médiane assez haute.

TABLEAU 77. — *Crânes et dentitions supérieures de* Felis (Lynx) spelaea (*grotte de l'Escale*)

Mesures	B-40	B-611	CD-610	D-914	H-7622	H-7633
Longueur totale du crâne	–	145,0	–	–	138,5	–
Longueur condylo-basale	–	135,3	–	–	130 env.	–
Longueur du palais	–	55,5	–	–	–	–
Largeur du palais entre le talon des carnassières	–	32 env.	–	–	–	33,6
Largeur du palais entre les canines	–	23,3	–	–	–	20,5
Diastème C-P^3	–	6 env.	8,0	6,2	6,0	5,2
Hauteur de la canine au-dessus du collet	–	–	12,5	19,7	–	–
P^3 Longueur	11,8	9,9	10,6	11,8	–	11,2
Largeur	6,0	5,6	5,7	5,9	–	5,3
P^4 Longueur	16,5	17,0	16,4	18,1	17,9	17,5
Largeur	8,0	8,3	7,8	8,4	7,9	6,6
M^1 Longueur	–	7,3	6 env.	6,5	–	–
Largeur	–	3,5	–	–	–	–

C. Dentitinns inférieures (tabl. 78, fig. 62)

La plupart des auteurs admettent pour les dentitions inférieures de Lynx de fortes variations, mais dans le matériel de l'Escale elles présentent une homogénéité étonnante.

La longueur totale de la mandibule varie entre 90 et 97 mm, la longueur du diastème entre 8,4 mm et 9 mm.

La canine est forte et élancée, beaucoup plus proche de celles des grands Lynx que de celles des Lynx d'Espagne, qui sont grêles et faibles.

La P_3 présente un parastylide soit transformé en denticule antérieur (B-37) comme chez le *Lynx pardina*, soit moins net (B-54), soit inexistant (B-2080); le protoconide est toujours fort, suivi d'un denticule accessoire qui converge avec un bourrelet postérieur inféro-externe.

La P_4 présente la même structure avec cependant un élargissement transversal au niveau du talon; celui-ci porte toujours un épais bourrelet postérieur aussi fort que chez le grand Lynx.

Enfin, la carnassière est comparable à celle du grand Lynx avec un bourrelet plus ou moins net mais toujours présent, surmonté d'un petit métaconide vestigial qui est bien visible. Seule B-1323, ne porte pas de métaconide et H-2117 possède un métaconide mais pas de cingulum. Au point de vue métrique la carnassière inférieure varie entre 12,8 et 15,2 mm de longueur et la longueur des trois molaires entre 33 et 34 mm; ce sont des mesures intermédiaires entre celles du grand Lynx et celles du petit Lynx d'Espagne.

Enfin, si l'on calcule le rapport longueur P_4/longueur M_1, on obtient 68, 78 et 79. Je n'ai jamais observé la présence de M_2, comme celà se rencontre parfois chez le grand Lynx.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 78. — *Mandibules de* Felis (Lynx) spelaea (*grotte de l'Escale*)

Mesures	B-57	B-54	B-1323	B-8020	D-4	G-5370	H-2117	H-2313	H-2316	H-2342	H-6983
Longueur totale de la mandibule	97 env.	–	–	97 env.	–	–	89,8	–	–	–	–
Hauteur de la branche montante	44,4	–	–	–	–	–	38,5	–	–	–	–
Longueur des 3 dents molaires	33,2	–	–	33,2	–	–	33 env.	–	–	33,7	–
Diastème C-P_3	8,4	–	–	8,7	9 env.	–	–	–	–	9,0	8,8
Hauteur de la canine	22,0	–	–	–	15,0	–	–	–	–	14,5	–
P_3 Longueur	8,7	8,8	–	8,6	–	–	–	7,1	8,3	8,7	–
Largeur	4,9	5,0	–	4,7	–	–	–	5,3	4,9	4,9	–
P_4 Longueur	11,1	11,3	10,8	11,0	10,0	10,9	–	10,7	–	10,4	10,7
Largeur	5,7	5,8	5,7	5,4	5,5	5,4	–	5,8	–	5,8	5,4
M_1 Longueur	14,1	–	14 env.	13,8	13,8	–	12,8	14,6	–	15,2	14,3
Largeur	5,8	–	–	6,2	6,3	–	6,0	6,1	–	6,2	5,8
Hauteur de la mandibule sous M_1	–	–	–	16,7	17,5	–	17,0	17,0	–	18,0	17,2

Source : MNHN, Paris

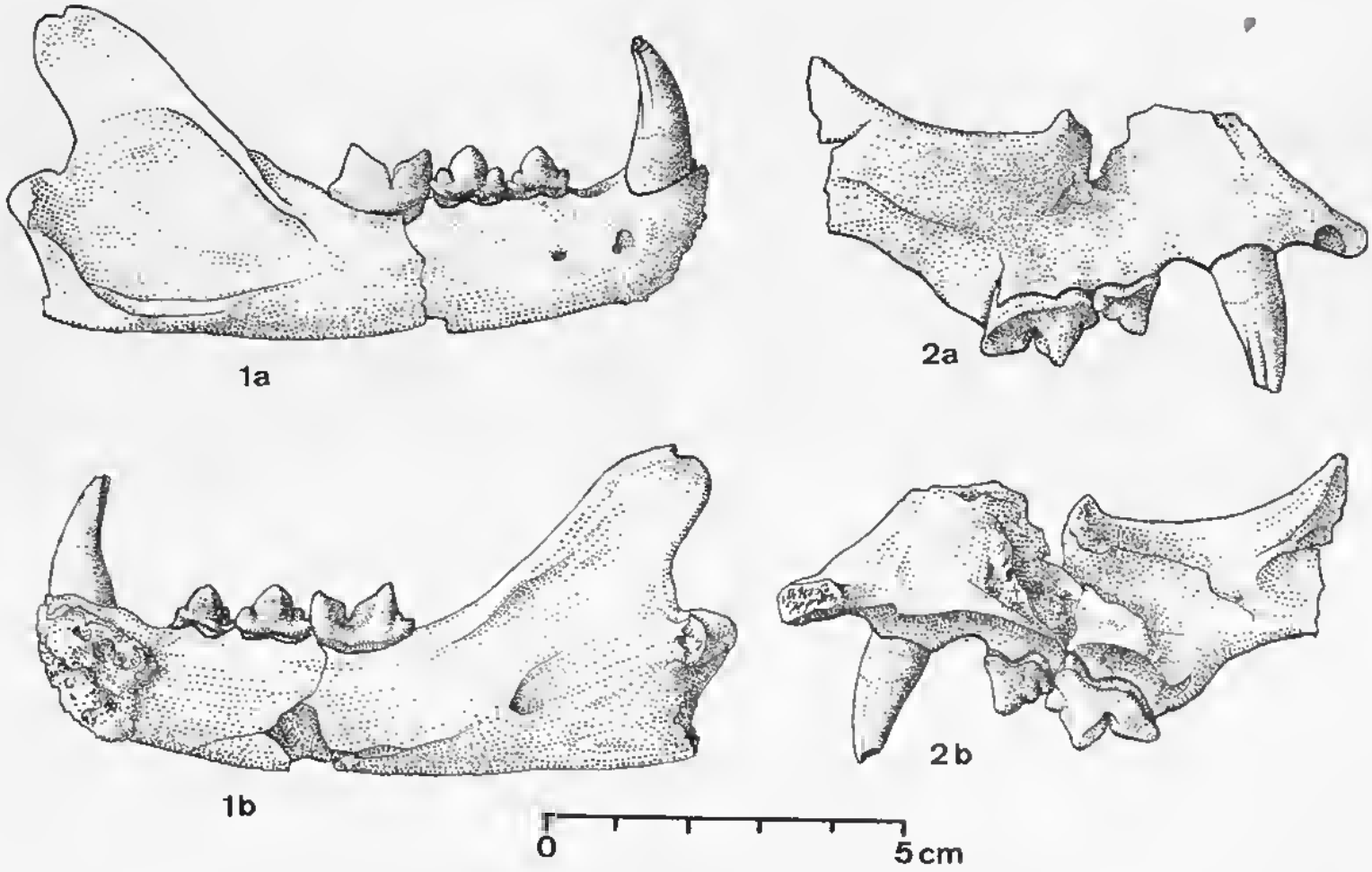


Fig. 62. — *Felis* (*Lynx*) *spelaea*, grotte de l'Escale.

1. Demi-mandibule droite (B-37) : 1*a*. face externe; 1*b*. face interne.
2. Fragment de mâchoire supérieure (CD-10). 2*a*. face externe; 2*b*. face interne.

Source : MNHN, Paris

D. Le squelette postcrânien (fig. 63, tabl. 79)

1. — *Humérus :* le seul humérus complet provient de la couche H. Sa diaphyse grêle est comprimée latéralement comme chez tous les félidés et l'empreinte deltoïdienne est mal individualisée car elle est réduite à un simple bourrelet latéral.

La tête articulaire supérieure allongée antéro-postérieurement est surmontée par le trochanter à rehord mousse et peu développé. La trochlée distale est large, la cavité pour l'olécrâne est assez profonde. L'arcade antepicondylienne est fine et cependant elle est conservée sur la plupart des extrémités distales. La largeur de la diaphyse, mesurée au-dessous de la tête articulaire, est plus importante que sur le Lynx d'Espagne. Par rapport au Lynx boréal et au Lynx d'Espagne, l'humérus de l'Escale est de taille intermédiaire entre les deux espèces actuelles mais il se rapproche, par sa gracilité, un peu plus du Lynx d'Espagne.

TABLEAU 79. — *Squelette de* Lynx spelaea (*grotte de l'Escale*)

Mesures	Os longs complet	Extrêmes (os fragmentaires)	Nombre total d'os fragmentaires considérés
Humérus	(H-7207)		
Longueur totale	156 env.	–	–
Largeur maxima de l'extrémité proximale	33,5	34,9	1
Largeur de l'extrémité distale	31,6	32,5 — 35,6	8
Largeur médiane de la diaphyse	11,0	12,7 — 13,5	2
Radius			
Largeur de l'extrémité proximale	–	14,4 — 14,9	5
Largeur de l'extrémité distale	–	23,5	1
Cubitus	(CD-5626)		
Longueur totale	190 env.	–	–
Longueur de l'olécrane	21,5	23,5	1
Fémur			
Largeur de l'extrémité proximale	–	35,5	1
Largeur de l'extrémité distale	–	30,6 — 31,8	3
Tibia	(H-7208)		
Longueur totale	184,3	–	–
Largeur extrémité proximale	30,4	32,3 — 39,8	4
Largeur extrémité distale	23,0	22,7 — 26,7	9
Largeur médiane	11,1	– –	–

2. — *Cubitus :* le seul cubitus complet provient de la couche CD. Le sommet de l'olécrâne porte à son bord postérieur une gouttière aux bords légèrement asymétriques. Sur le Lynx d'Espagne, la prédominance du bord entéro-interne de la gouttière est complète alors que sur le Lynx de l'Escale elle est moins nette; elle devient encore moins visible sur le grand Lynx. L'allure générale de la diaphyse se rapproche de celle du grand Lynx; en particulier, la section de la partie distale est triangulaire et à angles vifs chez le Lynx d'Espagne, tandis qu'elle est aussi triangulaire mais à bords émoussés (ce qui aboutit à une forme presque ovalaire) chez le fossile de l'Escale.

3. — *Radius :* sur les extrémités proximales, on peut distinguer une surface articulaire en relation avec l'humérus, de forme ovoïde et creusée en son milieu. La tubérosité bicipitale est forte et allongée longitudinalement.

Les extrémités distales portent une apophyse styloïde aiguë, très développée, et la surface articulaire, de forme allongée, occupe la plus grande partie de l'épiphyse distale. Les mesures sont intermédiaires entre les deux espèces actuelles.

4. — *Os de la patte antérieure :* deux pattes antérieures incomplètes, mais dont les éléments ont été trouvés en connexion, proviennent du niveau B.

La patte B-283 comprend l'extrémité distale du radius (largeur : 24,1 mm) et celle du cubitus, le pyramidal, le pisiforme, l'unciforme et le trapézoïde : ils sont massifs et se situent entre le volume des carpiens du grand Lynx

Source : MNHN, Paris

et ceux du Lynx d'Espagne. Il y a aussi le deuxième métacarpien qui mesure 61,2 mm, et les quatre premières phalanges (respectivement : 28,6 mm, 25,8 mm, 25,5 mm et 22,5 mm) celle du pouce (15,5 mm), ainsi que deux deuxièmes phalanges (21,5 mm et 16,5 mm). Tout ceci donne une idée assez nette de la taille de la patte avant qui devait presque atteindre celle du Lynx boréal.

L'autre patte antérieure (de B-1654 à B-1663) comprend un trapézoïde, un acapholunaire, un pyramidal, un magnum, un trapèze et un ésamoïde. Le troisième et le quatrième métacarpiens ne sont représentés que par leur tête proximale et le deuxième métacarpien mesure 54 mm. Cette patte, de taille inférieure à la précédente, appartenait probablement à une femelle.

Les éléments isolés sont rares : un cinquième métacarpien gauche (B-3004) mesure 47,3 mm, un deuxième métacarpien 53,5 mm, et une première phalange 30,5 mm. Un scapholunaire (CD-5739) a aussi été trouvé isolé.

TABLEAU 80. — *Squelette de Lynx actuels*

Mesures	Lynx boréal (coll. I. P. H, G. 1912-2)	Lynx d'Espagne (coll. Régalia, n° 823)
Humérus :		
Longueur totale	200,3	144,5
Largeur de l'extrémité proximale	43,1	31,0
Largeur de l'extrémité distale	40,2	27,5
Largeur médiane	13,2	9,5
Radius :		
Longueur totale	186,8	132,8
Largeur extrémité proximale	16,8	13,2
Largeur extrémité distale	27,9	18,5
Largeur médiane	13,2	9,0
Cubitus :		
Longueur totale	–	166,1
Longueur de l'olécrâne	–	20,5
Fémur :		
Longueur totale	232,5	165,2
Largeur extrémité proximale	43,7	29,9
Largeur extrémité distale	37,8	22,8
Largeur médiane	16,2	12,0
Tibia :		
Longueur totale	244,0	167,0
Largeur extrémité proximale	39,0	30,0
Largeur extrémité distale	28,9	21,0
Largeur médiane	14,5	10,0

5. — *Fémur :* les extrémités proximales portent une tête fémorale bien individualisée portée par un col peu retréci. Le grand trochanter est effacé et ne dépasse pas la hauteur de la tête fémorale. Le deuxième trochanter semblable à un tubercule mousse se rapproche plutôt de celui du grand Lynx car il paraît être plus vigoureux chez le Lynx d'Espagne. La diaphyse, puissante et forte, porte à son extrémité distale une gouttière rotulienne à bords symétriques et divergents vers le bas, dont la taille est proche de celle du grand Lynx.

6. — *Tibia :* un tibia complet recueilli dans le niveau H est tout à fait caractéristique avec sa diaphyse lourde, son plateau tibial allongé transversalement, sa crête tibiale développée sur le tiers supérieur de l'os et son extrémité distale qui porte des faces articulaires obliques. Il n'existe aucune différence morphologique entre les deux espèces actuelles et le Lynx fossile.

Source : MNHN, Paris

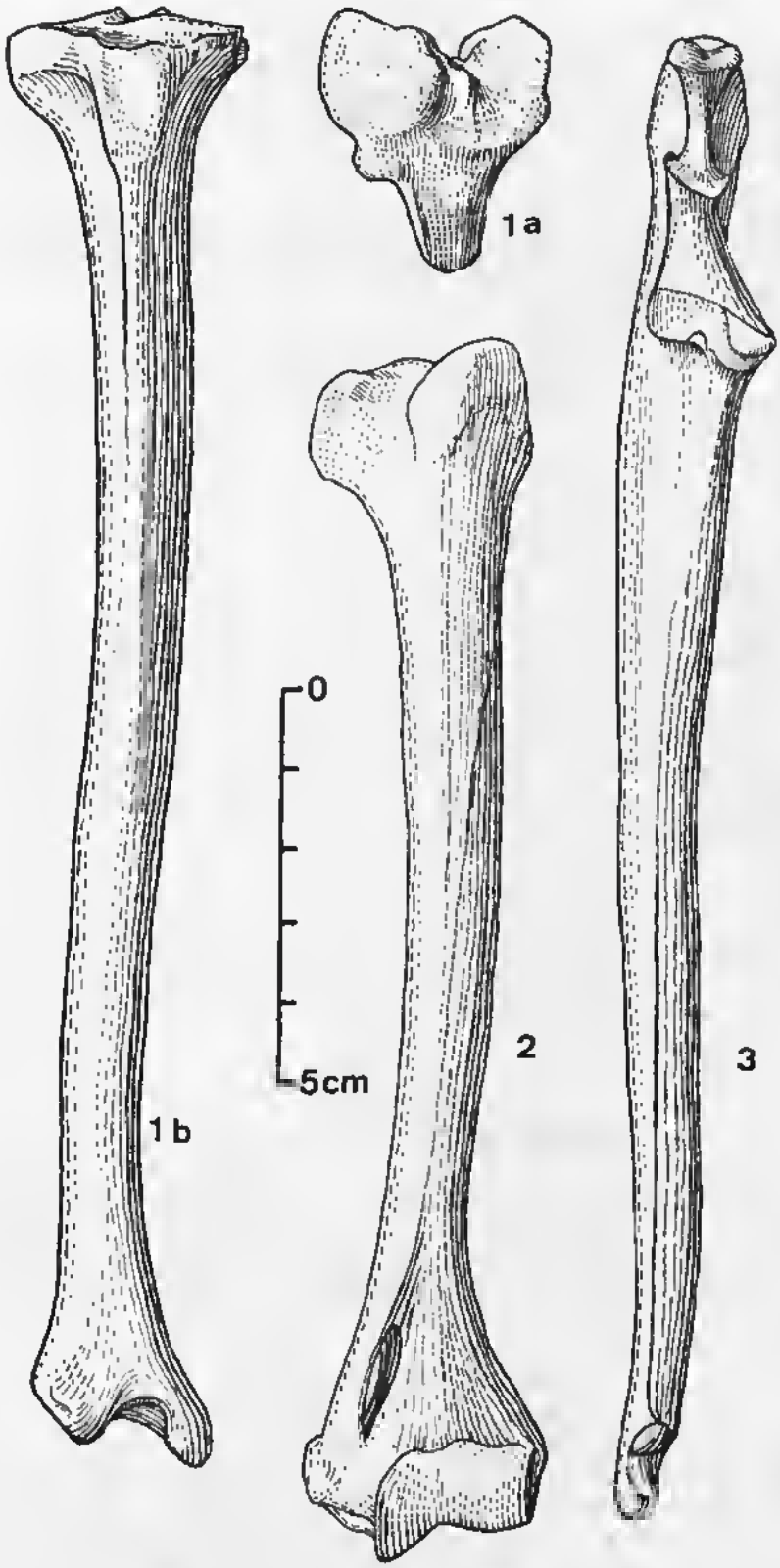


Fig. 63. — Squelette de *Lynx spelaea*, grotte de l'Escale.

1. **Tibia** droit (H-7208) : 1*a*. extrémité proximale; 1*b*. face antérieure.
2. **Humérus** gauche, face antérieure (H-7207).
3. **Cubitus** droit, face antérieure (CD-5629).

Source : MNHN, Paris

7. — *Os de la patte postérieure :* deux pattes arrières (B-284) ont été trouvées ensemble et proviennent probablement du même animal. Un astragale (28,3 mm de haut et 20,2 mm de largeur maximale), un cuboïde, un naviculaire et deux troisièmes cunéiformes proviennent du même tarse. Le deuxième métatarsien mesure 77,5 mm, le troisième 84 mm et le quatrième 84,5 mm. Il y a aussi neuf premières phalanges (respectivement 24,7 mm, 24,8 mm, 26,5 mm, 27,1 mm, 27,4 mm, 31,2 mm, 32,6 mm, 32,8 mm), six secondes phalanges (17,0 mm, 17,8 mm, 18,6 mm, 22,2 mm, 22,6 mm et 23,2 mm) et quelques griffes.

Parmi les os trouvés isolément, il y a un quatrième métatarsien qui mesure 83,3 mm et un deuxième métatarsien qui mesure 75 mm. Deux cuboïdes, trois cunéiformes et quatre naviculaires démontrent qu'il y a une grande constance de taille et de morphologie parmi les tarsiens. Plusieurs astragales et les calcanéums isolés dénotent un animal de forte taille qui atteint parfois les dimensions du grand Lynx.

TABLEAU 81. — *Calcanéums de* Lynx spelaea (*grotte de l'Escale*)

Mesures	B-284	B-1667	B-2815	C-5467	H-3221	H-7283	H-7287	R-3494
Hauteur totale	53 env.	49,3	–	50,0	54,1	51,5	–	–
Largeur prise transversalement aux facettes articulaires	–	19,5	18,7	18,4	19,8	19,4	19,8	19,8

TABLEAU 82. — *Astragales de* Lynx spelaea (*grotte de l'Escale*)

Mesures	B-284	B-1670	C-3468	C-5476	H-3296	H-7288
Hauteur totale	29 env.	28,2	25,6	27,4	30,8	28,2
Largeur maximale prise transversalement à la poulie	20,8	20,0	19,5	19,2	21,7	19,9

E. Conclusions

Il est bien difficile d'appliquer les critères spécifiques que l'on emploie d'habitude pour les deux espèces actuelles.

Le Lynx de la grotte de l'Escale est un animal de taille intermédiaire entre les deux espèces actuelles. Malgré un fort pourcentage de carnassières inférieures à métaconide, ou présentant un cingulum, et la présence fréquente d'un bourrelet postérieur à la P_4, il s'agit là de caractères qui sont variables. Le squelette dénote un animal plus puissant que le Lynx d'Espagne et surtout plus massif que celui-ci.

F. Comparaisons

1. *Rapports avec les Lynx de Grimaldi* (*Quaternaire supérieur*).

Les Lynx de la grotte de l'Escale se rapprochent de ceux décrits à la grotte du Prince par M. Boule. Tant par la taille, la longueur du crâne, celle de la rangée dentaire, les caractères de la dentition et ceux du squelette, il est évident qu'il s'agit de la même espèce. Il me semble nécessaire de rappeler ici les conclusions de M. Boule : le Lynx quaternaire dont les restes très complets proviennent des Baoussé-Roussé et de la grotte de l'Observatoire [1] montrent des caractères intermédiaires entre le grand Lynx boréal (*Lynx*

1. Dans ce dernier gisement il y a des dépôts rissiens sous les niveaux würmiens; mais les restes de Lynx ne sont pas localisés stratigraphiquement.

Source : MNHN, Paris

borealis) et le petit Lynx d'Espagne (*Lynx pardina*) : « il est difficile à identifier à l'une des espèces actuelles » (p. 78, l'Observatoire, 1927). Malgré tout M. Boule le raccorde au *Lynx pardina*, en le considérant comme une sous-espèce de celui-ci (*spelaea*).

Reprenons en détail le bilan du travail de M. Boule et classons les caractères du grand Lynx et ceux du Lynx d'Espagne :

La forme arquée et la chute brusque du profil du museau, la dentition tranchante à prémolaires élancées sont des caractères de *Lynx pardina*; le volume du crâne, celui de la dentition, le bourrelet postérieur de la P_4 qui est toujours net et le fait que 3 carnassières inférieures sur 7 présentent un métaconide, sont des caractères de grand Lynx; il faut ajouter que parmi les 4 carnassières inférieures sans métaconide certaines présentent un bourrelet « peu accusé mais encore distinct » et que le squelette est proche de la taille du grand Lynx et même atteint parfois celle-ci.

On comprend alors la conclusion de M. Boule : « au total, notre fossile par la morphologie de sa tête osseuse et de sa dentition réalise fort exactement un intermédiaire entre deux formes zoologiques aujourd'hui assez nettement distinctes, morphologiquement et géographiquement » (il s'sgit du Lynx boréal et du Lynx d'Espagne.) On ne comprend plus, par contre, la position taxinomique de l'auteur; « comme c'est surtout par sa taille plus forte que le Lynx de Grimaldi diffère de celui d'Espagne, je pense qu'on pourrait le considérer simplement comme une race, ou sous-espèce, et le distinguer par l'épithète supplémentaire de *spelaea*... J'appellerai donc le Lynx de Grimaldi *Felis* (*Lynx*) *pardina* race *spelaea* ».

Je pense cependant que le matériel de Grimaldi se rapproche plus du grand Lynx que du Lynx d'Espagne, ce qui n'empêche pas de constater que par une certaine convergence, il possède certains caractères du *Lynx d'Espagne* : par exemple, la perte du talonide de la carnassière inférieure et l'acquisition d'une dentition strictement tranchante, ce qui est poussé à l'extrême chez le petit Lynx d'Espagne. En tous cas, les Lynx de Grimaldi sont beaucoup plus proches des Lynx mindéliens que des Lynx actuels d'Espagne ou des grands Lynx nordiques.

M. Boule a jeté le doute sur les principaux critères spécifiques existants, applicables aux deux espèces actuelles, en essayant de démontrer que l'absence du métaconide de la carnassière inférieure chez le Lynx d'Espagne actuel est un caractère instable. Cela n'enlève quand même pas tout intérêt à un caractère qui au fond est très important; sur des animaux aussi spécialisés que les Lynx, il y a bien peu de caractères variables, et il est possible que la réduction du métaconide de la carnassière inférieure soit encore un caractère non fixé sur l'espèce actuelle. Sur les populations fossiles en tous cas, c'est ce qui se passe : à l'Escale (gisement Mindélien) sur 8 carnassières inférieures, une seule ne présente pas de métaconide, à Grimaldi (gisement Würmien) sur 7 carnassières inférieures, 4 seulement sont sans métaconide; c'est la variation du pourcentage des carnassières inférieures avec ou sans métaconide qui caractérise la population et son stade d'évolution.

Un autre caractère, dont ne fait pas mention M. Boule, est la présence du bourrelet de la P_4 qui paraît être un élément assez stable chez le grand Lynx, chez le Lynx de Grimaldi et ceux de l'Escale.

Les os longs et le squelette sont aussi à prendre en considération : le squelette du Lynx de l'Escale comme celui des animaux de Grimaldi dénote un fossile d'une taille intermédiaire entre celle du grand Lynx et celle du Lynx d'Espagne, mais le volume des os longs n'a pas grand chose à voir avec le squelette frêle et les membres courts du Lynx d'Espagne.

Est-ce dire pour autant que le Lynx quaternaire est un « petit-grand Lynx » plus ou moins proche du Lynx boréal actuel? Je ne le pense pas : son museau plus court et tronqué, sa dentition plus tranchante et déjà plus spécialisée, sa taille plus réduite l'en éloignent fortement.

Là encore, il me paraît tout à fait indispensable d'individualiser l'espèce fossile quaternaire par rapport aux espèces actuelles; ce n'est pas pour dissimuler les « rapports généalogiques » ainsi que le pensait M. Boule, mais au contraire pour mettre en évidence un stade spécifique particulier qui, correspondant à une période géologique donnée, est différent de l'espèce actuelle. C'est la raison pour laquelle je propose de nommer *Felis* (*Lynx*) *spelaea*, les Lynx de Grimaldi que M. Boule a appelé *Felis* (*Lynx*) *pardina* race *spelaea*. Ainsi, par cette dénomination, les Lynx du Quaternaire moyen et supérieur ne sont « engagés » vers aucune des espèces actuelles, ce qui correspond mieux à la réalité.

2. *Rapports avec les Lynx du Quaternaire moyen d'Europe.*

a. *Gisements de Hongrie.*

Assez proche dans le temps de la grotte de l'Escale, les gisements de Hongrie ont livré quelques restes de Lynx. Kormos (1932) a décrit un *Lynx Lynx strandi* n. subsp. à Villany; les restes étudiés se composent

Source : MNHN, Paris

d'une mandibule fragmentaire, d'un deuxième métatarsien, d'un calcanéum et d'une deuxième phalange qui proviennent de Kalkberg, un scaphoïde et une phalange provenant de Nagyharsany, d'âge un peu plus récent.

La longueur de la rangée dentaire de la mandibule mesure 36,4 mm, le diastème 8 mm, la carnassière inférieure qui porte un petit métaconide mesure 14,8 mm × 6,6 mm. L'auteur attribue tous ces éléments au grand Lynx (*L. lynx*) caractérisé par un diastème court et un talonide puissant et crée la sous-espèce *strandi* perce que cet élément est plus petit que le grand Lynx ectuel.

Si, contrairement à ce qu'a fait M. Boule, Kormos intègre les restes fossiles de Hongrie au grand Lynx, il edmet quand même qu'il est en position intermédiaire entre ceux-ci et le Lynx ibérique ectuel; il n'est donc pas impossible que les restes de Hongrie puissent être confondus avec ceux de l'Escale. Kormos admet une parenté avec les petits Lynx du Val d'Arno dont il va être question plus loin, et conclut qu'il s'agit, en Italie et en Hongrie, de formes à museau court et à dentition plus primitive, proheblement adeptées eux zones ateppiques; pour lui, enfin, le *Lynx issiodorensis* du Quaternaire ancien est une forme forestière qui est plus évoluée que les Lynx du Quaternaire moyen et ne peut donc en être l'ancêtre.

b. *Allemagne.*

En Europe moyenne, les Lynx sont absents des gisements mindéliens de Voigstedt et de Süssenborn alors qu'une mandibule trouvée à Mauer, a été rapportée par I. Voelcker (1930) à *Felis issiodorensis;* elle provient d'un niveau situé à 15 m au-dessus du niveau de base dans la partie septentrionale de la ballastière de Mauer : la longueur de la rangée dentaire des molaires inférieures est de 38,9 mm et la carnassière inférieure, qui porte un fort talonide, mesure 16 mm × 7,8 mm; le rapport de la longueur de P_4 (13,3 mm) à celle de la carnassière inférieure est de 83. Le diastème C-P_3 mesure 9,3 mm.

Von Reichenau (1906) a aussi rapporté au *Lynx issiodorensis* villafranchien les restes assez pauvres de Mosbach [1].

c. *En France*, les Lynx de cette période sont rares. Le Lynx est absent des faunes de Montmaurin (M. Boule, 1902), d'Abbeville (la porte du Bois), d'Achenheim (P. Wernert, 1957), de Solilhac (P. Bout, 1964); absent aussi des gisements de la fin du Quaternaire ancien ou du début du Quaternaire moyen comme Sinzelles et Ceyssaguet.

On connaît par contre un *Lynx brevirostris* au *Coupet* (Jung, 1946). Plus au Sud la brêche Sud de Montoussé a livré à E. Harlé (1892), deux demi-mâchoires supérieures et une mandibule de Lynx que l'auteur ne décrit pas, mais il note seulement que la carnassière inférieure possède un rudiment de talonide.

Dans le gisement de *Rosières*, Stehlin (1933) a décrit des métapodes et un calcanéum qui appartiennent à un Lynx de forte taille (*Lynx issiodorensis*).

Nous n'avons cependant pas terminé la revue des Lynx du Quaternaire moyen sans intégrer ici l'étude des quelques restes trouvés à *Lunel-Viel* et qui sont donc postérieurs à ceux de l'Escale (fig. 64-Tabl. 83).

Le matériel de Lunel-Viel comporte 5 fragments de mandibule, une canine supérieure, deux radius dont l'un est incomplet, un cubitus et deux phalanges.

Ceci représente les restes de 4 individus au total; à ceci s'ajoutent quelques restes provenant des fouilles M. de Serres et déposés à Montpellier. Le demi-mandibule (7-1330) se distingue par sa forte taille; sa P_4 porte un fort parastylide et un bourrelet postérieur net comme chez le grand Lynx, mais par contre la esrnassière ne montre pas de métaconide et seulement une amorce de cingulum. La demi-mandibule 9-1782 n'a pas de carnassière et la P_4 montre un fort bourrelet postérieur; le P_3 porte un parastylide peu développé réduit à l'état de cingulum. 9-1702 porte la carnassière inférieure avec un fort talonide et un métaconide net, la P_4 par contre n'a pas de hourrelet postérieur. Enfin, 11-3324 dont la P_3 est cassée possède une esrnassière inférieure evec une amorce de talonide et un léger métaconide alors que ce dernier menque sur 2-3217 qui porte encore deux dents de lait. En ce qui concerne les carnassières inférieures, eur quatre dents, deux présentent un métaconide.

Des fouilles récentes proviennent aussi une canine supérieure gauche (9-2332) qui est tout à fait caractéristique du Lynx avec ses deux rainuree longitudinales. Un radius gauche (1-155) et l'extrémité proximale d'un autre radius gauche (10-1477) mesurent 159,1 mm de longueur totale et respectivement 13,8 mm et 15 mm de largeur proximale et 22,2 mm de largeur distale. Ces mesures indiquent des animaux tout aussi forts que ceux de l'Escale.

1. Kormos en 1932 rapporte ls Lynx ds Mosbach à *Lynx lynx strandi;* d'après I. Voelker (1930) la M_1 ds celni-ci mesure 15,5 mm et la P_4 12,7 mm.

Source : MNHN, Paris

Les deux secondes phalanges (9-1098 et 9-1016) mesurent 20,8 mm et 20,9 mm de longueur [1].

Ce matériel se groupe assez facilement avec celui de l'Escale surtout du point de vue métrique; la principale différence est qu'il semble que, proportionnellement, il y ait plus de carnassières inférieures sans métaconide; enfin, le parastyle de P_3 est particulièrement accentué sur un individu.

On ne peut rien conclure de ces données assez disparates sauf que les Lynx du Quaternaire moyen sont assez mal représentés en dehors du gisement de l'Escale. Apparemment, quand on trouve quelques restes bien caractérisés, ce sont soit des animaux de forte taille que les auteurs ont rapportés au *Lynx issiodorensis* (c'est le cas du Lynx de Mauer et peut-être de Rosières), soit des Lynx probablement comparables à ceux de l'Escale (Hongrie, Le Coupet), soit absolument identiques à ceux-ci (Lunel-Viel).

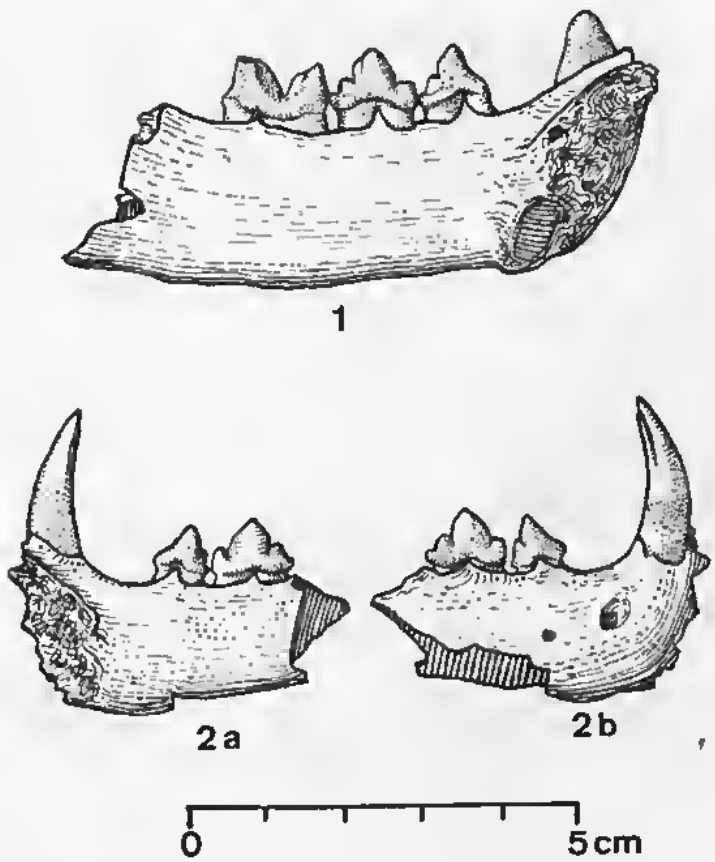


Fig. 64. — *Lynx spelaea*, grotte de Lunel-Viel.

1. Demi-mandibule gauche, face interne (7-1330); la canine est incomplète.
2. Fragment de demi-mandibule droite : 2*a*. face interne; 2*b*. face externe. (9-1782).

G. Origine du *Lynx spelaea*

1. *Rapports avec* Lynx issiodorensis *du Quaternaire ancien d'Europe.*

Les Lynx les plus proches dans le temps, du *Lynx spelaea* sont les Lynx villafranchiens : *Lynx issiodorensis* (Pl. 65).

Cette espèce fait partie de la plupart des faunes du Quaternaire ancien : Perrier (Croizet et Jobert, 1862) et Saint-Vallier (Viret, 1954) en France, Villaroya (Villalta, 1952) et La Puebla de Valverde (Crusafont,

1. Provenant des collections M. de Serres à Montpellier, il ya trois demi-mandibules étudiables (n° 254, 255 et 248) une carnassière supérieure (n° 250 : 17,3 mm × 8,4 mm) et deux extrémités distales d'humérus (le n° 250 mesure 22,5 mm de largeur et le n° 251 mesure 24,5 mm), une mandibule de jeune avec la carnassière de lait en cours d'éruption.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 83. — *Mandibules de* Lynx spelaea (*grotte de Lunel-Viel*)

Mesures	Fouilles E. Bonifay					Collection M. de Serres			*Lynx* cf. *pardina*
	2-3217	7-1330	9-1702	9-1782	11-3324	N° 248	N° 254	N° 255	9-2154
Longueur des 3 molaires	–	33,6	–	–	32,2	32 env.	32 env.	–	29,8
Diastème C-P_3	–	8,2	–	9,1	9,9	9,5	–	9,7	8,8
Hauteur de la canine	–	–	–	17,5	–	–	–	–	–
P_3 Longueur	D_2 = 8,2	9,0	–	7,5	8 env.	–			8,0
Largeur		5,0	–	4,5	?	–			4,5
P_4 Longueur	D_3 = 10,2	11,0	10,2	9,8	10,9	–	20,3	20,3	9,8
Largeur	–	5,8	5,5	5,1	5,9	–			5,1
M_1 Longueur	14,2	13,6	13,8	–	14,2	13,4	13,5	–	13,0
Largeur	6,3	6,2	5,5	–	6,5	–	–	–	5,8
Hauteur de la mandibule sous M_1	–	20,2	–	–	16,5	17 env.	18,5	19,1	–

Source : MNHN, Paris

1964) en Espagne; dans le Villafranchien inférieur de Roumanie (Samson et Radulesco, 1963), au Val d'Arno supérieur en Italie (Forsyth Major, 1885, Fabrini, 1897), etc.

Certains auteurs comme Stehlin (1933), Kurten (1963), admettent d'ailleurs que l'espèce villafranchienne persiste jusqu'à la période actuelle sans changement visible et que la détermination *Lynx issiodorensis* ou *Lynx lynx* n'est due qu'à une entente arbitraire entre zoologues et paléontologistes.

Tout n'est pourtant pas aussi simple. Dès 1862, Croizet et Jobert avaient individualisé une espèce *brevirostris* caractérisée par un court diastème à la mandibule (fig. 65); mais la plupart des paléontologistes, avec raison d'ailleurs, l'abandonnèrent. Certains cependant la prirent en considération et continuèrent de classer dans cette espèce *brevirostris* indifféremment des *Lynx issiodorensis* et un autre élément qu'il apparaît nécessaire d'isoler, le *Felis* (*Lynx*) *spelaea*.

a. *Lynx issiodorensis* s.s.

Rappelons tout d'abord les principaux caractères des *Lynx issiodorensis* de Perrier et de Saint-Vallier.

Le crâne est long (145 mm), avec un museau allongé ce qui est sa principale caractéristique. La dentition supérieure mesure plus de 33 mm; le diastème supérieur paraît long, mais est variable; il dépasse cependant toujours 9 mm. La carnassière supérieure varie entre 19,4 mm et 20,8 mm de longueur. Au point de vue morphologique, la carnassière supérieure présente un bourrelet basal antéro-externe qui, à Saint-Vallier, s'individualise parfois en denti-

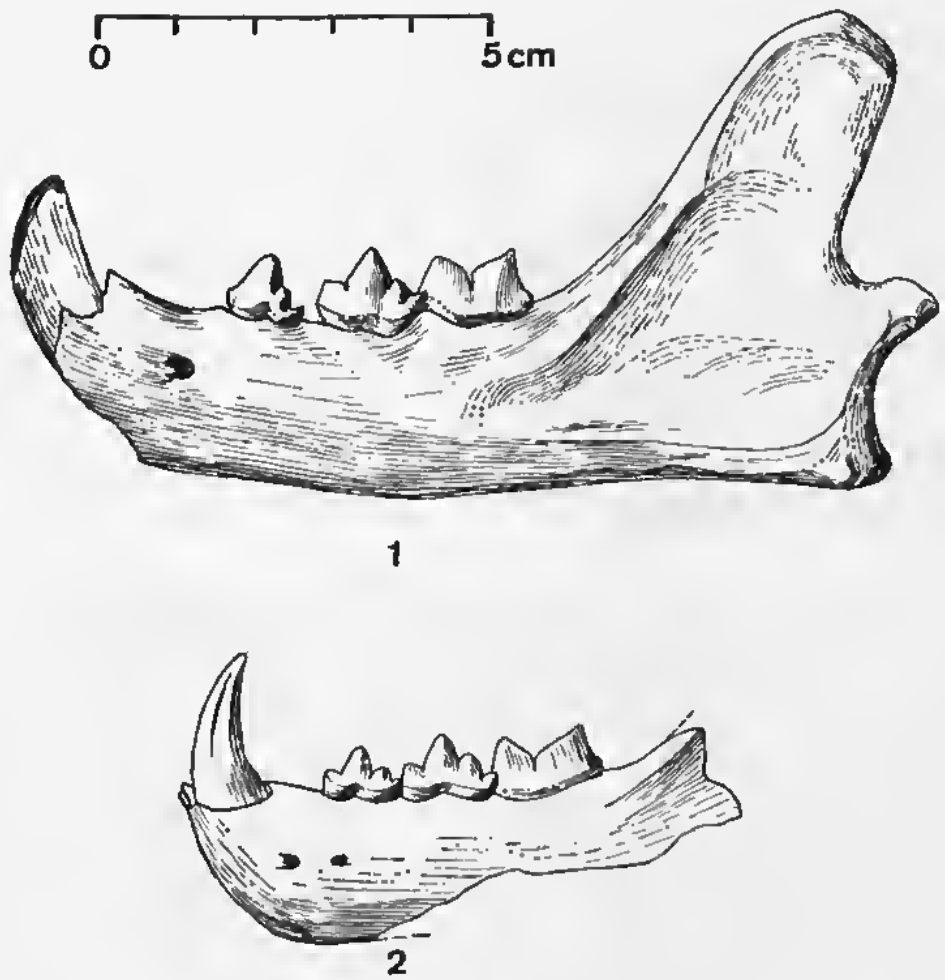


Fig. 65. — Lynx « villafranchiens ».

1. *Lynx issiodorensis*, Perrier Etouaires, Musée de Bâle (PRR-200), demi-mandibule gauche, face externe.
2. *Lynx* « *brevirostris* », Val d'Arno, Musée de Bâle (Va-1164), demi-mandibule gauche, face externe.

Source : MNHN, Paris

cule; le talon se situe un peu en arrière du bord antérieur de la dent, car il n'y a que rarement un denticule antérieur; la taille est comparable à celle du grand Lynx. La carnassière inférieure présente rarement de métaconide vestigial : celui-ci est présent sur une seule carnassière inférieure à Saint-Vallier, zéro à Perrier-Etouaires (sur 5 mandibules), et 2 à Perrier-Pardines (sur 6 mandibules) [B. Kurten, 1960].

On peut discerner une réduction de la taille des prémolaires à l'intérieur même du *Lynx issiodorensis* : si l'on effectue le rapport de la longueur de la P_4/longueur de la M_1 on obtient à Perrier 86, 86, 88, 90, soit une moyenne de 87; à Saint-Vallier, gisement d'âge plus récent, on obtient 78, 82, 82, 87, 90, soit une moyenne de 83, ce qui paraît dénoter une tendance à la réduction des prémolaires. La longueur des trois dents molaires inférieures varie entre 36,5 mm et 40,7 mm à Perrier, et entre 35,2 mm et 38 mm à Saint-Vallier; celle de la carnassière inférieure varie de 14,2 mm à 16 mm (Perrier), et 14,1 mm à 15,5 mm à Saint-Vallier.

Il apparaît assez vite que le Lynx de l'Escale ne se rattache pas au groupe des Lynx villafranchiens au sens strict (Perrier, Saint-Vallier) du point de vue métrique, car toutes les dimensions sont en-dessous des limites inférieures observées sur *Lynx issiodorensis*. D'autre part, la présence d'un talonide à la carnassière inférieure et celle, assez fréquente, d'un métaconide, dénotent un animal moins évolué.

De cette comparaison, nous pouvons déjà retirer cette observation : il semble que l'extrême variabilité des Lynx, tant au point de vue métrique que morphologique soit une notion fausse qui a empêché de voir les différences spécifiques d'un gisement à l'autre, ou d'une région à l'autre. Les populations de Lynx quaternaires me paraissent beaucoup moins variables que certains auteurs l'ont affirmé; c'est ce que démontre le tableau 84.

b. *Lynx « issiodorensis »* s.l.

Au Val d'Arno, une certaine hétérogénéité se fait jour; avec l'étude de De Stefani sur le gisement de Castelnuovo di Garfagnana (1887 *a* et *b*, puis 1889), l'identité des Lynx de Ponte de Sospiri avec le Lynx typique du gisement de Perrier paraît douteuse, et cet auteur l'exprime en dénommant ces restes comme appartenant à *Felis* sp. n. cf. *issiodorensis*. La même année, Weithofer le rapporte à *Felis* sp. *minima* ce que l'année suivante M. Schlosser (1890) transforme en *Felis minima*.

Reprise en 1897, l'étude des « Lynx du Pliocène italien », par E. Fabrini groupe des restes provenant en majorité du gisement d'Il Tasso (18 os longs sur 29 étudiés soit les 2/3, et une mandibule sur 9), avec des éléments d'Olivola (un seul os long, deux mandibules et une portion antéro-supérieure de crâne), de Castelnuovo di Garfagnana (trois os longs et une mandibule), de Le Ville (une mandibule), de Beni Restoni (une mandibule), Le Strette (un fragment de mâchoire supérieure), Monte Carlo (un fragment de mâchoire supérieure), le reste provenant du Val d'Arno supérieur sans précision de lieu (soit 4 fragments de mandibule, une canine supérieure, une carnassière inférieure droite, et 7 os longs plus ou moins complets). Malgré une taille plus réduite, une rangée dentaire supérieure plus courte (entre 30 et 33 mm), une carnassière portant un talonide marqué et un diastème canine · P_3 inférieur à 9,5 mm, une carnassière supérieure qui varie entre 18 et 20 mm de longueur, Fabrini raccorde purement et simplement l'animal du Val d'Arno supérieur au grand Lynx villafranchien. Il admet seulement qu'il s'agit d'une race locale sans lui donner une valeur réelle car *Felis issiodorensis* est « assez variable ».

Ces restes représentent au point de vue métrique un intermédiaire entre le *Lynx issiodorensis* et le Lynx de l'Escale, alors que la présence constante d'un talonide à la carnassière inférieure et la longueur du diastème à la mâchoire supérieure (8 à 9,5 mm) les relie aux Lynx de l'Escale [1]. La longueur du diastème supérieur est assez caractéristique car il est lié directement à la longueur du museau, donc à la structure crânienne; c'est ce dernier caractère qui a donné plus de poids à l'appellation « *brevirostris* », qui a été employée indifféremment pour les *Lynx spelaea* à museau court apparentés à la forme de l'Escale (cas d'un crâne d'Olivola), et à des *Lynx issiodorensis* de taille un peu inférieure à la moyenne (appellation employée par S. Schaub pour désigner un crâne de Lynx du gisement de Saint-Vallier déposé au Musée de Bâle). Dans le cas du crâne d'Olivola, ainsi que le remarque J. Viret (1954), celui-ci a une demi-largeur de palais tout à fait « normale » (33 mm), c'est-à-dire tout à fait comparable à celle du *Lynx issiodorensis*; par contre, son museau est réduit et ses autres mesures sont inférieures à celles que l'on peut observer sur les Lynx villafranchiens. C'est la réduction du diastème qui a permis de distinguer l'animal d'Olivola sous le nom de *Lynx brevirostris*; mais si l'on considère également ses autres caractères, et en particulier la longueur de la rangée dentaire supérieure, l'existence de cette espèce ne se justifie plus et on doit rapprocher ce Lynx de ceux du Quaternaire moyen décrit à la grotte de l'Escale (cf. Tabl. 84).

1. Je ne considère pas ici le diastème de la mandibule, car il est effectivement plus variable que celui de la mâchoire supérieure.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 84. — *Lynx du Quaternaire ancien et moyen*

MESURES	*Lynx issiodorensis*				*Lynx* sp. cf. *minima*				*Lynx spelaea*	
	PERRIER (J. VIRET, 1954)		SAINT-VALLIER (J. VIRET, 1954)		IL TASSO V. Arno supérieur (FABRINI, 1897)		OLIVOLA (FABRINI, 1897)		L'ESCALE	
Dentition supérieure		Moyenne		Moyenne		Moyenne			extrêmes	Moyenne
Longueur du crâne	145		145			–			130 –135,3	132,6
Longueur des prémolaires supérieures	32,2 34,5 (4 ind.)	33,2	33 34 (4 ind.)	33,5	30,5	–	30[1] 32,5		26 – 29,8	–
Longueur du diastème canine–P^3	13,2[1] 15,5[1]	–	9,5[1]	–	8	–	9,5[1] 9		5,2– 8 (5 ind.)	6,2
Longueur de la carnassière supérieure	19,4 20,2 (4 ind.)	20	19,5 20,8 (4 ind.)	20,2	18 – 20	–	18,5[1] 20		16,4–18 (6 ind.)	17,2
Dentition inférieure										
Longueur des 3 molaires inférieures	36,5 40,7 (5 ind.)	38,5	35,2 38 (5 ind.)	36,7	35 – 36 (5 ind.)	35,6		37,5	33 –33,7 (5 ind.)	33,2
Longueur de la carnassière inférieure	14,2 16 (5 ind.)	14,9	14,1 15,5 (5 ind.)	14,7	13,5 – 15 (6 ind.)	14,1		15	12,8–15,2 (8 ind.)	13,8
Caractéristiques										
Diastème de la dentition supérieure	Long. > 9 mm		Long. variable mais > 9 mm		Long. < 9,5 mm				Long. < 8 mm	
Longueur des prémolaires supérieures	> 32 mm		> 33 mm		33 < Long. < 30				Long. < 30 mm	
Longueur de la carnassière supérieure	> 19,4 mm		> 19,5		18 < Long. < 20				Long. < 18 mm	
Longueur moyenne des prémolaires inférieures	38,5 mm		36,7 mm		36,5				33,2	
Longueur moyenne de la carnassière inférieure	14,9 mm		14,7 mm		14,5				13,8	
Talon de la carnassière inférieure et métaconide	Absent		Rare		Présent				Présent sur 7 mandibules sur 8	

1. Mesure complémentaire prise par moi-même sur les exemplaires du Musée d'Histoire Naturelle de Bâle.

Source : MNHN, Paris

Par contre dans le cas du crâne de Saint-Vallier, (n° 767, Musée de Bâle), celui-ci possède bien un diastème un peu réduit, mais la longueur des molaires supérieures est de 33,5 mm et celle de la carnassière supérieure est de 20,5 mm : ce sont des mesures qui se trouvent nettement dans les limites de variabilité du *Lynx issiodorensis* et il n'y a donc aucune raison valable de l'en séparer.

En ce qui concerne la mandibule, les coupures métriques sont presque invisibles car il existe des zones de très large recoupement entre les Lynx villafranchiens et les Lynx du Quaternaire moyen.

L'ensemble (*L. issiodorensis* - *L. spelaea*) pourrait faire penser à une lignée générale qui tendrait vers une diminution de taille de la dentition : diminution du diastème, diminution de la longueur de la rangée dentaire supérieure, diminution de la longueur des carnassières; on observe le même phénomène mais moins net sur la mandibule [1]. Il apparaît cependant bien difficile de mettre morphologiquement à la base de cette lignée le grand Lynx villafranchien (*Lynx issiodorensis*) même si, métriquement, cette lignée paraît possible (Pl. 66-67-68). Beaucoup trop évolué avec sa carnassière inférieure le plus souvent sans métaconide, le *Lynx issiodorensis* des gisements du Quaternaire ancien (Saint-Vallier) ne peut être l'ancêtre du *Lynx spelaea* de l'Escale; il en diffère aussi par son museau allongé et le talon de sa carnassière supérieure qui paraît être placé plus antérieurement.

La seule parenté probable (mais non phylétique) se situe entre le groupe des Lynx d'Il Tasso et d'Olivola, et les Lynx de l'Escale; malgré une longueur intermédiaire de la rangée dentaire supérieure, et une taille intermédiaire [2] de la carnassière supérieure, la présence d'un talon à la carnassière inférieure sur la majorité des éléments, et la longueur réduite du diastème canine - P_3 qui dénote un animal à museau court et de plus petite taille que le Lynx villafranchien, démontrent que le groupe est hétérogène et comprend très vraisemblablement aussi des restes de *Lynx spelaea*.

Il apparaît donc, nous allons le voir, que ce soit le groupe des Lynx du Quaternaire moyen et non celui des Lynx du Quaternaire ancien qui se soit prolongé dans le Quaternaire supérieur.

2. *Origine et rapport avec les Lynx asiatiques.*

Le problème se pose alors de connaître l'origine de ces Lynx à museau court. On connaît très mal les Lynx du Pliocène de Perpignan car le matériel est très pauvre; si au point de vue de la taille il y aurait peu de difficultés pour raccorder l'une à l'autre espèce, la présence d'une carnassière inférieure sans métaconide permet de penser que le Lynx du Pliocène méditerranéen faisait déjà partie d'un groupe évolué.

Par contre, P. Teilhard de Chardin et Piveteau (1920) décrivent les restes peu abondants d'un Lynx de « taille médiocre » dont la carnassière inférieure présente un métaconide et des prémolaires hautes et acérées, dans les couches pleistocènes de Nihowan. Ce fossile diffère cependant du fossile de l'Escale par son diastème C-P_3 plus fort (14 mm), une P_4 plus forte (13 mm), des os longs plus grands (humérus de 205 mm). Ces éléments ont été groupés en 1945 par P. Teilhard de Chardin sous le nom de *Lynx shansius* avec d'autres fossiles provenant de gisements soit villafranchiens, soit du Pliocène moyen (localité 12). D'après cet auteur, il s'agit d'un Lynx de forte taille, ne différant pas sensiblement de *Lynx lynx* par ses caractères dentaires.

A côté de ce groupe, il semble qu'il y ait d'autres Lynx, plus rares, de plus petite taille et qui sont représentés par deux mandibules de Yusbé (Villafranchien) (la M_1 possède un « métaconide vestigial bien distinct », la longueur P_3 - M_1 est de 34 mm, et la carnassière inférieure mesure 12,5 mm). Il est possible, sans aucune certitude, qu'il existe des relations entre le matériel fossile de Chine et celui du Quaternaire moyen d'Europe méridionale.

H. Évolution des Lynx au Quaternaire supérieur (tabl. 85)

1. — *Au Rissien*, c'est un fossile rare. Dans le Sud-Est, il est associé à la faune de la grotte du Lazaret (S. Gagnière, 1959) mais il y est très rare. Il manque à la grotte de Fontéchevade en Charente, à Achenheim en Alsace, à Châtillon-Saint-Jean dans la Drôme. En Dordogne, il est signalé dans la couche 5 du *Pech de l'Azé* II B daté de l'extrême fin du Rissien ou du début du Riss-Würm (F. Bordes et F. Prat, 1965), par contre il est absent des couches

1. Les lynx d'Italie étant intermédiaires entre les 2 groupes.

2. Il est probable comme nous l'avons vu que le caractère intermédiaire de ce groupe de Lynx soit dû à son hétérogénéité et qu'il soit composé en partie de *Lynx issiodorensis* villafranchien et en partie de *Lynx spelaea* (Quaternaire moyen); ce qui renforce cette impression est la localisation des Lynx de petite taille dans le gisement d'Il Tasso qui est à peu près sûrement d'âge Mindélien.

Source : MNHN, Paris

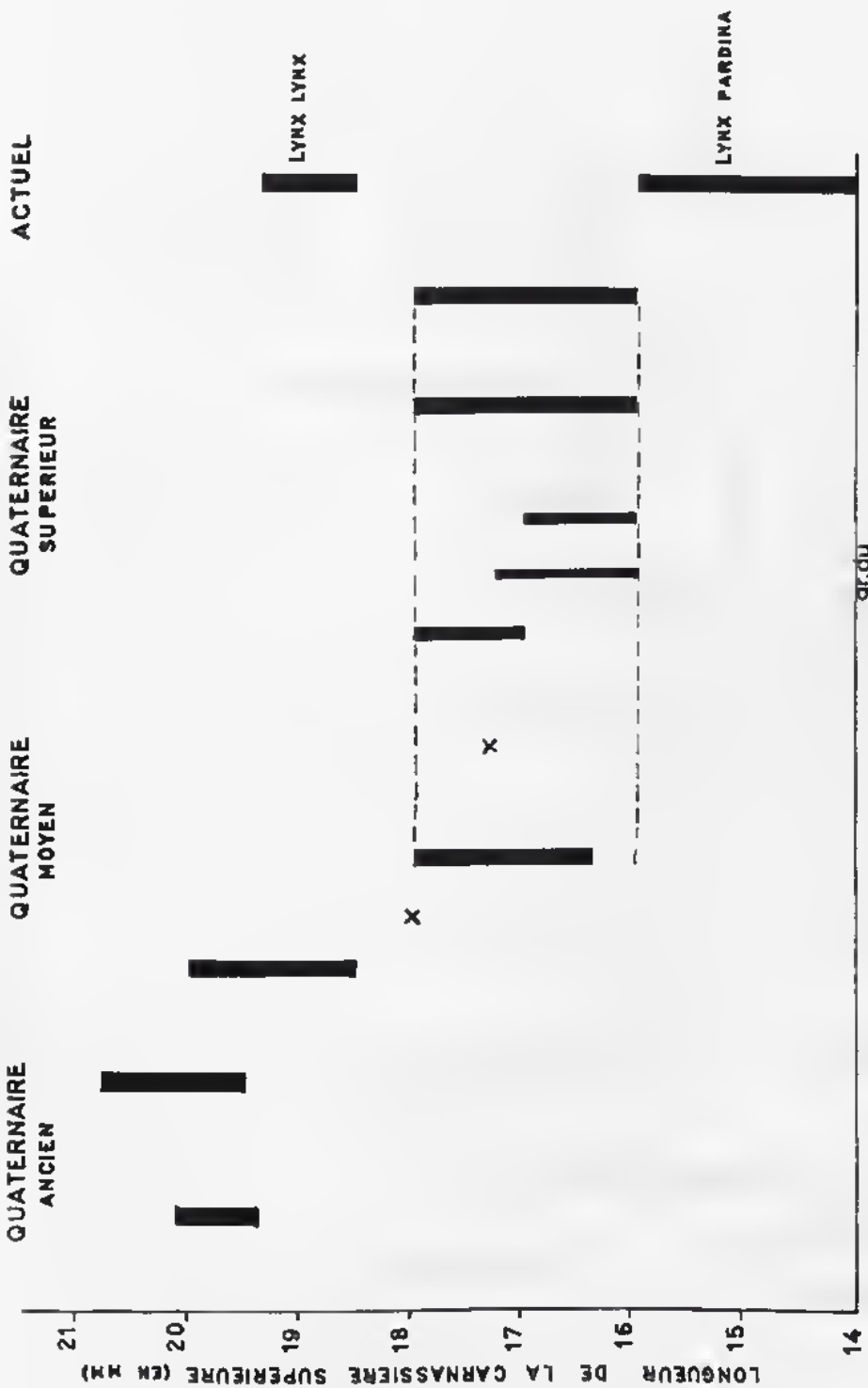


Fig. 66. — Lynx quaternaires.

Comparaison de la longueur de la carnassière supérieure chez les Lynx quaternaires et actuels

Source : MNHN, Paris

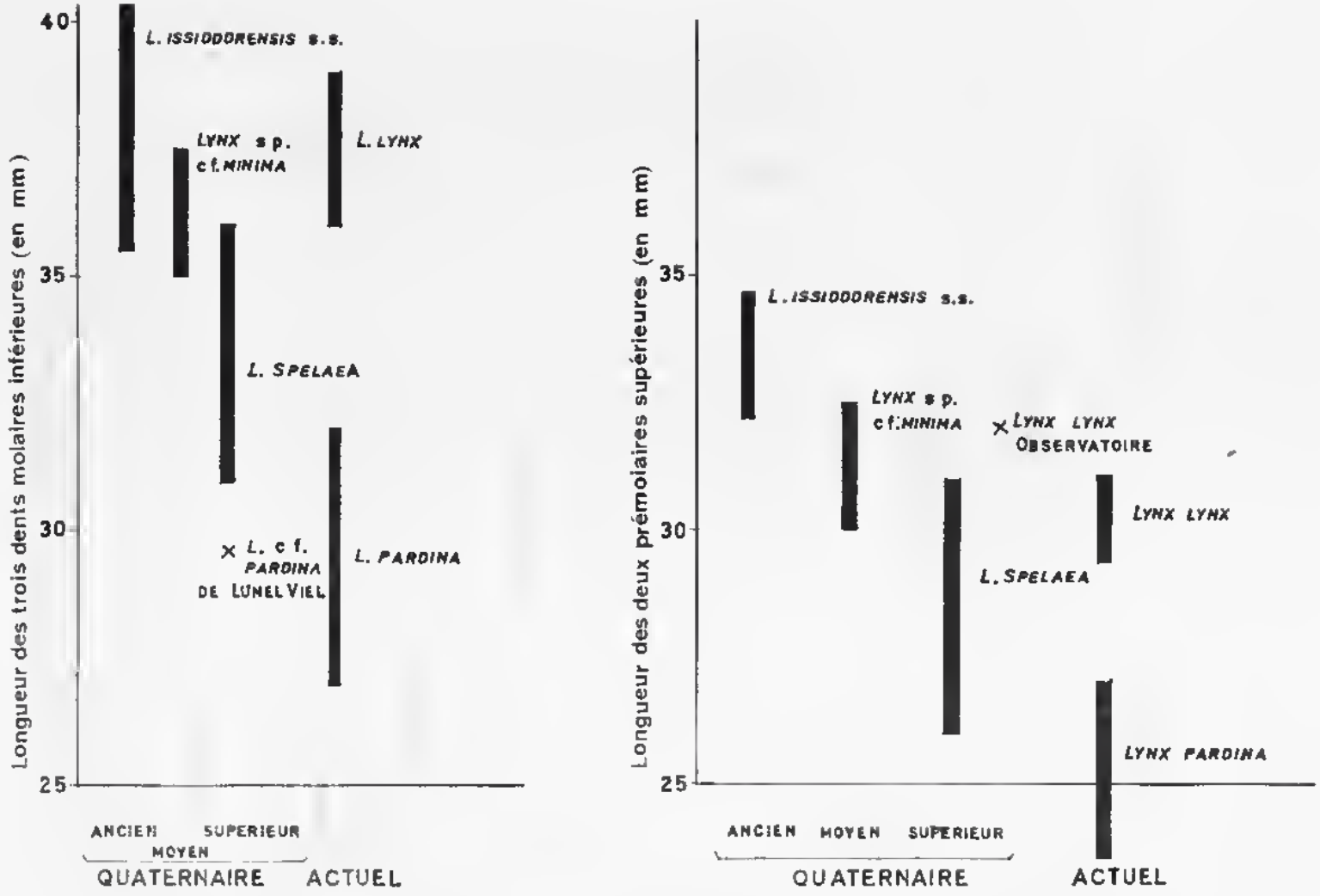


Fig. 67. — Lynx quaternaires.

1. Comparaison de la longueur des trois dents molaires inférieures des Lynx quaternaires et actuels.
2. Comparaison de la longueur des deux prémolaires supérieures des Lynx quaternaires et actuels.

Source : MNHN, Paris

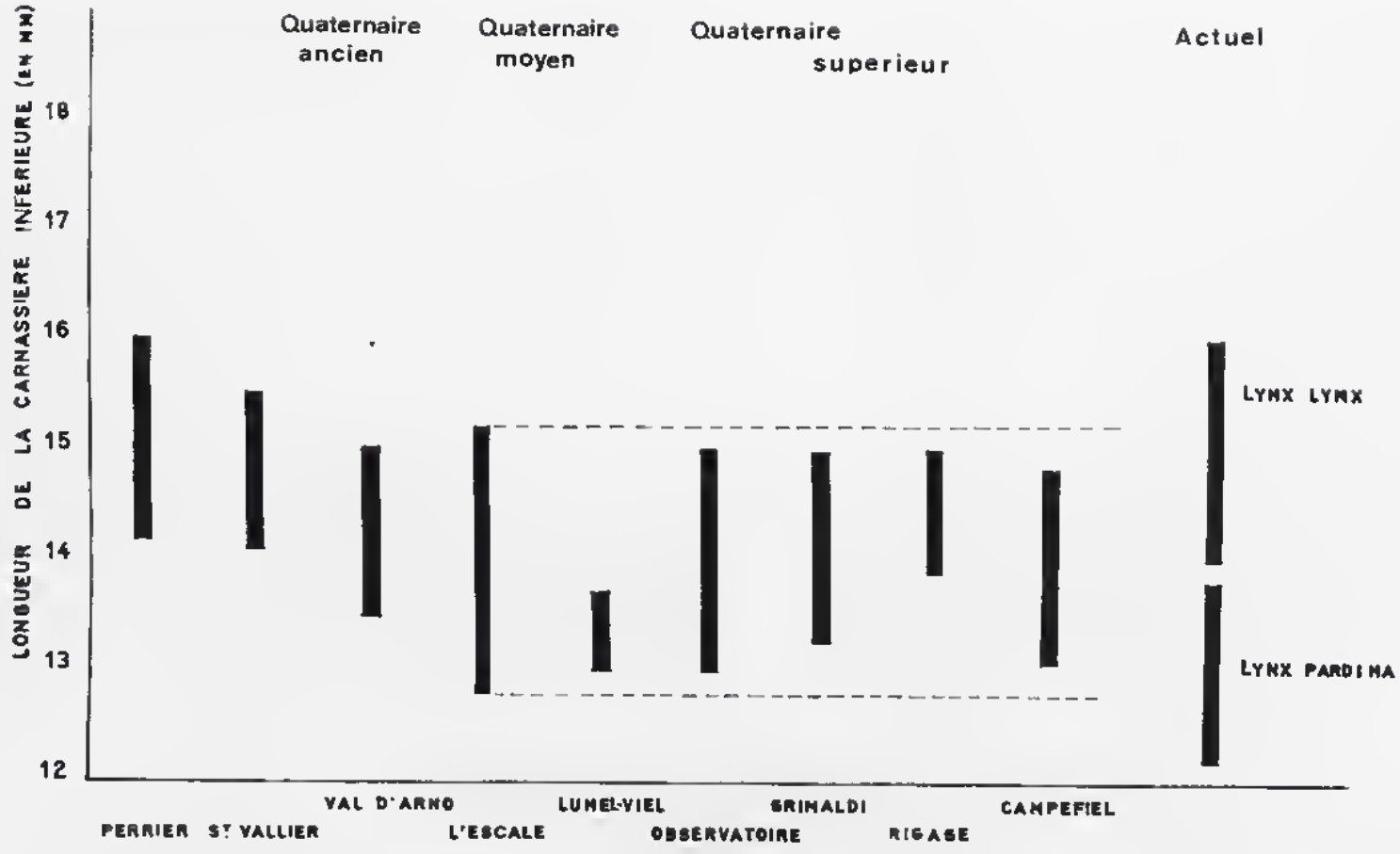


Fig. 68. — Lynx quaternaires.

Comparaison de la longueur de la carnassière inférieure chez les différentes espèces de Lynx quaternaires et actuelles.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 85. — *Dentitions des* Lynx spelaea *du Sud-Est de la France au Quaternaire moyen et supérieur*

Mesures	Fin du Mindel	Mindel-Riss	Quaternaire supérieur								Age du Bronze	
	L'Escale	Lunel-Viel	Campefiel (M. PAULUS, 1945)	Baume Longue (M. PAULUS, 1945)	Salpêtrière (M. PAULUS, 1945)	Bolouzière (M. PAULUS, 1945)	Sartaustts (M. PAULUS, 1945)	Grimaldi (M. BOULE, 1906)	Observatoire (M. BOULE, 1927)	Grotte de Rigaba (M. F. BONIFAY, 1960)	Grotte de Saza (S. GAONIÈRE, 1926)	Limites de variation
Dentition supérieure												
Longueur de la carnassière supérieure.....	16,4–18,0	17,3 [1]	16,0–17,5	–	–	–	–	17,0–18,0 [2]	16,0–18,0 [2]	16,0–17,0	–	16,0–18,0
Longueur des prémolaires supérieures.....	26,0–29,8	–	26,0–29,0	–	–	–	–	29,0 [2]	27,0–28,0 [2]	–	–	26,0–29,8
Dentition inférieure												
Longueur du diastème.....	8,4–9,0	8,2–9,1	8,5– 9,5	9,0	7,0	–	–	–	–	–	–	7,0– 9,1
Longueur des 3 molaires inférieures.....	33,0–33,7	32,0–33,6	30,2–33,7	32,5	31,3	34,1	32,8	33,0–36,0	31(?)–35	–	30,4	30,2–36,0
Longueur de la carnassière inférieure.....	12,8–15,2	13,0–13,8	13,1–14,8	14,2	13,2	13,2–14,5	13,9	13,5–15,0	14,3–15,5	13,8–15,0	13,2	12,8–15,5

1. Matériel M. de SERRES.

2. Mesures complémentaires prises par moi-même.

Source : MNHN, Paris

rissiennes de Combe-Grenal. Le Lynx est cité par A. Gaudry (1876) dans la liste de faune de la brèche de la Pointe du Bois à Santenay; ce gisement serait d'âge Riss I d'après F. Bourdier (1962).

2. — *Au Würmien* par contre, il devient beaucoup plus abondant, surtout dans les niveaux du Würm ancien du Sud-Est de la France [1].

Les couches D (Würm II) F et H (Würm I) de la *grotte aux Puces* à Cabasse dans le Var ont livré quelques restes de Lynx (G. Bérard et H. de Lumley, 1964).

La couche 6 de la *grotte des Cèdres* dans le massif de la Sainte-Baume (fouillée par M. Escalon de Fonton et le Révérend Père Ramlot) a fourni quelques restes de Lynx (R. P. Charles, 1952); il s'agit de dents isolées, une canine supérieure gauche, une première incisive droite inférieure et deux prémolaires inférieures trouvées en connexion[2]. Les cailloutis cryoclastiques de la couche 6 sont datés du Würm I par H. de Lumley (1965); il n'est cependant pas impossible, selon E. Bonifay qui a effectué l'étude géologique du remplissage, que cette couche soit ante-würmienne, car elle s'est déposée sous un climat très froid susceptible de correspondre à la fin du Rissien; cette hypothèse est renforcée par l'étude de la faune qui a révélé la présence du Glouton (*Gulo borealis*), espèce caractéristique des climats rigoureux.

Les couches de la *grotte de Rigabe* (Var) d'âge Würm I et II ont livré les restes de 7 individus minimum; seules trois carnassières inférieures sont complètes; l'échantillon n° 2 (couche G) porte une carnassière inférieure à métaconide; l'échantillon 1 est légèrement cassé à l'angle postérieur et la mandibule de la couche E porte une carnassière sans métaconide. Les restes osseux sont trop fragmentaires pour permettre une étude.

Au Nord du département du Vaucluse, à la *Vallescure*, S. Gagnière et L. Germand (1934) signalent du Lynx : trois canines, une P_4, un fragment de carnassière inférieure, un humérus droit entier de faible taille, une partie distale d'un autre humérus de taille plus forte, les trois quarts inférieurs d'un autre humérus droit et une portion d'un cubitus droit. Ces restes associés à du Glouton dateraient de la fin du Würm II d'après H. de Lumley (1965).

Sur la Côte d'Azur, on l'a signalé à la grotte des *Gerbat* (E. Rivière, 1873 · 1878) et à *Noves* près de Vence (V. Cotte, 1920).

Dans les grottes du Gardon, *la Balauzière* (Würm II) a livré (M. Paulus, 1945) une carnassière inférieure (13,2 mm × 5,2 mm) qui porte un talonide très distinct, et deux maxillaires inférieurs dont un de jeune animal dont la carnassière est sans talonide[3].

La Baume-Longue (Würm II selon H. de Lumley, 1965) a fourni aussi une mandibule dont la carnassière inférieure est sans métaconide.

La Sartanette qui n'a donné lieu à aucune étude géologique particulière mais qui contiendrait selon E. Bonifay des argiles à Ours paraissant dater du Würm ancien et des dépôts plus récents (post-glaciaires) n'a livré qu'un maxillaire inférieur d'assez forte taille (32,8 mm de longueur de rangée dentaire).

La grotte de *Campefiel* a fourni au docteur Cabouat en 1939 une masse de restes de Lynx déposée au Musée de Nîmes; les os longs du squelette des Lynx de Campefiel (tableaux 86, 87) dénotent des animaux de taille comparable à ceux de l'Escale et plus grands que ceux du Lynx d'Espagne actuel.

Sur 13 mandibules de Campefiel, une seule possède un métaconide à la carnassière inférieure[4].

La grotte de la *Verrerie* (Hugues, Garimond, Gagnière et Marcellin, 1951) a fourni un matériel peu important : une demi-mandibule droite privée de canine et de branche montante, une canine supérieure droite et une moitié supérieure de tibia gauche; tout ceci provient de la couche 5 (sable limoneux) considérés comme Würm I par H. de Lumley.

Un peu plus tardif, le remplissage de *la Salpêtrière* (Würm III) a donné trois mandibules dont les carnassières inférieures sont toutes sans métaconide.

Bien que provenant de gisements différents, il est nécessaire de grouper tous ces éléments afin d'avoir une idée plus précise des Lynx würmiens dans le Sud-Est de la France.

Groupées dans le tableau 85, toutes ces mesures forment un ensemble homogène et assez cohérent; on peut cependant distinguer une tendance qui s'accentue et qui se traduit par le pourcentage de plus en plus important de mandibules dont la carnassière inférieure n'a plus de talonide ni de métaconide, et devient comparable à son homologue chez le Lynx d'Espagne; sur environ 30 mandibules de Lynx provenant du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France une vingtaine environ sont à carnassière simple et tranchante : c'est-à-dire environ les deux tiers; le tiers restant provient de la grotte du Prince (3),

1. On peut en comparant les faunes würmiennes du Sud-Est de la France à celles du Sud-Ouest constater que dans cette dernière région les Lynx y sont rares. Seulement deux niveaux du gisement de Combe-Grenal ont livré des restes de Lynx : la couche 5, d'âge Würm I qui correspond à un milieu forestier et la couche 21 qui marque une légère atténuation du froid très intense du Würm II (F. Bordes et F. Prat, 1965). Cette opposition dans la répartition des Lynx, dans deux régions assez proches géographiquement, est peut-être la marque d'un certain endémisme du *Lynx spelaea* dans les zones périméditerranéennes.

2. Ces dents mesurent respectivement 6,8 et 7,5 mm de longueur.

3. Je n'ai pas retrouvé ces dents lorsque j'ai fait l'étude de la faune mais par contre j'ai déterminé quelques os : tibia, astragale et des métacarpiens qui proviennent du niveau IV c'est-à-dire probablement de l'inter-Würm II-III.

4. C'est la raison peu valable pour laquelle M. Paulus attribue cette mandibule au Lynx boreal.

Source : MNHN, Paris

de l'Observatoire (2), de Rigabe (1), de la Balauzière (1) et de Campefiel (1). Au point de vue métrique la rangée dentaire est rarement inférieure à 32 mm (maximum observé par Miller sur le Lynx d'Espagne), sauf sur une mandibule de Campefiel (30,2 mm), une de l'Observatoire (31 mm), et une de la Salpêtrière.

TABLEAU 86. — *Patte avant des Lynx de Campefiel (collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Nîmes)*

Mesures	Extrêmes	Moyennes	Nombre d'individus
Humérus			
Longueur totale	150 — 173	164	8
Largeur de l'extrémité proximale	26 — 31	28	8
Largeur de l'extrémité distale	30 — 36	32	8
Largeur médiane	11 — 13	12	8
Radius			
Longueur totale	140 — 178	156	24
Largeur de l'extrémité proximale	14 — 17	14,9	24
Largeur de l'extrémité distale	19 — 26	23	19
Cubitus			
Longueur totale	166 — 220	182	19

TABLEAU 87. — *Patte arrière des Lynx de Campefiel (collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Nîmes)*

Mesures	Extrêmes	Moyenne	Nombre d'individus
Fémur			
Longueur totale	180 — 201	186	12
Largeur de l'extrémité proximale	33 — 39	36	11
Largeur de l'extrémité distale	30 — 36	32	11
Largeur médiane	13 — 16	14	11
Tibia			
Longueur totale	175 — 222	193	14
Largeur de l'extrémité proximale	31 — 39	34	14
Largeur de l'extrémité distale	23 — 29	24	14
Largeur médiane	12 — 16	13	14
Calcanéum			
Hauteur maximum	45 — 56	50	32
Largeur maximum	18 — 21	19	32
Astragale			
Hauteur totale	25 — 31	27	39
Largeur médiane	20 — 27	23	39

Source : MNHN, Paris

3. — *Conclusions.*

Ainsi tout au long du Quaternaire supérieur, dans le Sud-Est de la France, il semble que nous assistions à l'évolution du *Lynx spelaea* qui, par un phénomène de convergence acquiert une dentition aussi simple et tranchante que celle du Lynx d'Espagne. Les Lynx fossiles conservent néanmoins la même taille que celle qu'on leur connaît dès le Mindel.

FELIS (LYNX) LYNX L.

A côté du *Lynx spelaea*, on connaît dans le Sud-Est des restes de grand Lynx étudiés par M. Boule et provenant des grottes de l'Observatoire. Il s'agit d'un crâne qui mesure 140 mm de longueur et dont la longueur totale des molaires supérieures est de 32 mm, et d'une mandibule dont la rangée dentaire mesure 36 mm. C'est à ma connaissance, le seul gisement du Sud-Est de la France qui a fourni du grand Lynx.

Origine.

Certains auteurs pensent que le grand Lynx est le descendant du *Lynx issiodorensis*, espèce qui aurait persisté jusqu'au Quaternaire supérieur; pour d'autres, afin d'expliquer la succession anormale *L. issiodorensis* évolués — *Lynx lynx* archaïques, il y aurait réacquisition du trait archaïque (talonide et métaconide de la carnassière inférieure), durant le Quaternaire (B. Kurten, 1965).

L'évolution des Lynx du Midi de la France paraît démontrer au contraire que ce groupe de Félins, évoluant normalement, tend vers une simplification dentaire.

On peut souligner deux faits qui conduisent à une troisième hypothèse : d'une part la lacune observée en Europe moyenne où le Lynx est absent de la plupart des gisements du Quaternaire moyen à l'exception de Mosbach et d'autre part son apparition tardive au Riss-Würm (Tufs de Taubach, par exemple). On peut alors se demander, si les grands Lynx ne se rattachent pas à un groupe asiatique demeuré archaïque et immigré relativement tard en Europe moyenne. On pourrait alors interpréter le crâne de l'Observatoire comme la trace d'une descente vers le Sud de ce nouvel arrivant, habitant normalement les zones boisées plus nordiques. Ce dernier point est une hypothèse de travail car il n'y a aucun nivcau indiqué sur le crâne de l'Observatoire.

FELIS (LYNX) PARDINA Temminck, 1827

Actuellement localisé dans la péninsule ibérique, le Lynx d'Espagne a été rencontré à l'état fossile à la *grotte de Saze* (âge du Bronze); il s'agit d'une mandibule de taille nettement inférieure à celle du Lynx des cavernes; la rangée dentaire inférieure mesure 30,4 mm et la carnassière inférieure tranchante mesure 13,2 mm ce qui permet de la raccorder assez sûrement au *Lynx pardina* Temm. (S. Gagnière, 1926).

C'était jusqu'à ces derniers temps la seule citation du Lynx d'Espagne à l'état fossile (ou sub-fossile). Actuellement, le matériel de *Lunel-Viel* permet de douter que le Lynx d'Espagne soit une espèce de formation récente. Une demi-mandibule gauche (9-2154), de taille plus réduite que les autres élémenta de Lynx, porte une P_3 munie, comme chez le Lynx d'Espagne, d'un fort parastyle; la P_4 porte par contre un fort bourrelet postérieur, mais la carnassière inférieure, courte, n'a qu'une très légère amorce de talonide. Un cubitus incomplet de petite taille (9-1209) indique aussi un animal plus gracile.

Ces éléments sont trop peu nombreux pour permettre une identification sûre et comme je ne connais pas les limites de variations du *Lynx spelaea* du Mindel-Riss, je préfère désigner ces éléments sous le nom de *Lynx* cf. *pardina* (tableau 83).

Si les fouilles futures permettent de compléter nos connaissances sur les Lynx du Mindel-Riss, il sera peut-être possible de résoudre le problème de l'ancienneté du *Lynx pardina* posé par le matériel de Lunel-Viel.

Source : MNHN, Paris

IV. GENRE *FELIS* s. s.

Groupe des Chats de petite taille

FELIS MONSPESSULANA n. sp.

Tableau 88.

A. Description des restes provenant de Lunel-Viel

1. *Dentition supérieure* (LVI-9-2448) [fig. 69].

Il s'agit d'un fragment de mâchoire supérieure droite qui porte les deux incisives cassées à mi-hauteur, la canine complète et les deux prémolaires (P^3 et P^4), ainsi que l'alvéole de la M^1. Le diastème entre I^3 et C mesure 5,7 mm; celui entre la canine supérieure et P^3 : 6,3 mm.

La canine, grêle, porte les deux sillons caractéristiques des *Felis*, sa largeur mesurée dans le sens antéro-postérieur est de 5,9 mm, son épaisseur de 4,6 mm.

La P^3 est très aiguë, avec un petit parastyle accolé dans l'angle antéro-interne du protocône; celui-ci est haut, flanqué par un denticule postérieur bas et arrondi qui aboutit dans un cingulum postérieur qui cerne le bord postérieur et la face interne de la dent au niveau du collet. Elle mesure 8,5 mm × 4,4 mm.

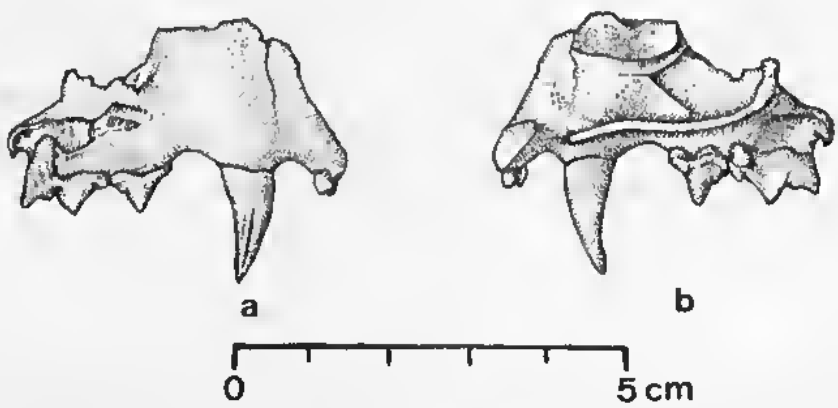


Fig. 69. — *Felis monspessulana* n. sp., grotte de Lunel-Viel

Mâchoire supérieure gauche (9-2448) : *a*. face externe; *b*. face interne.

La carnassière supérieure se caractérise par un parastyle bas, qui apparaît comme dédoublé car il porte sur sa face externe une seconde pointe; le talon est situé très antérieurement, à peu près au niveau du parastyle et il est net et bien dégagé. Le protocône pointu et le métacône tranchant sont bien développés. En arrière, il y a deux alvéoles pour la tuberculeuse qui devait être implantée à angle droit par rapport à la carnassière supérieure : cette dernière mesure 12,2 mm × 6,1 mm.

2. *Dentition inférieure.*

Deux demi-mandibules proviennent des fouilles M. de Serres et font partie des collections du laboratoire de Paléontologie de Montpellier où j'ai pu les étudier. La longueur des trois molaires inférieures est plus courte que celle du Chat sauvage de Grimaldi et de l'Observatoire; le rapport longueur des molaires inférieures/longueur de la carnassière est égal à 2,8 et 2,6, ce qui est supérieur aux rapports observés sur les mandibules de Grimaldi et de l'Observatoire, et dénote des prémolaires relativement plus développées sur les fossiles de Lunel-Viel.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 88. — *Dentitions inférieures des Chats sauvages du Sud-Est de la France*

Mesures	*Felis monspessalana*, n. sp.			*Felis sylvestris*							
	Lunel-Viel			Observatoire						Grimaldi	
	256	257	258	1791	1792	1793	1875	1810	1809	Extrêmes	Moyenne
Longueur totale des molaires inférieures	21,5	21,3	–	24,8	24,5	23,5	24,8	23,3	25 env.	23 à 24,5	23,7
Longueur de la carnassière inférieure	7,5	8,2	–	10	9,5	9,5	9,8	9,6	9,5	9,2 à 9,5	9,3
Longueur des molaires / longueur de la carnassière	2,8	2,6	–	2,4	2,5	2,4	2,4	2,4	–	–	2,5
Longueur $P_3 + P_4$	13,5	14 env.	14,8	–	–	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule entre les 2 prémolaires	12,4	11,2	12,4	–	–	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous la carnassière	10 env.	7,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Longueur du diastème	12,5	12,8	–	–	12 env.	10,9	12,1	9,8	12,3	–	–

Source : MNHN, Paris

B. Comparaisons

1. *Position systématique du fossile de Lunel-Viel.*

L'absence de P^2 ne se rencontre dans la faune actuelle que chez le sous-genre *Lynx;* mais outre sa petite taille, deux caractères l'en différencient : la présence d'un denticule antérieur à la P^3, toujours absent chez les Lynx et l'emplacement et le développement du talon de la carnassière supérieure qui est reporté vers l'avant comme chez *Felis sylvestris* et les grands *Felis* (Panthère). Sur la carnassière supérieure, le Lynx possède un denticule antérieur beaucoup plus puissant, et un talon situé au niveau de l'échancrure entre le parastyle et le protocône; d'autre part il n'y a pas un dédoublement aussi net du parastyle de la carnassière supérieure chez le Lynx.

D'après la structure dentaire, et en particulier celle de la carnassière supérieure, il s'agit d'un vrai *Felis* au sens strict, proche parent du Chat sauvage actuel et fossile (*Felis sylvestris*) mais qui en diffère par l'absence de P^2, la robustesse de P^3 qui présente un parastyle, et celle de P^4 dont le talon est plus développé, la longueur plus réduite des molaires inférieures et un rapport longueur des molaires/longueur de la carnassière inférieure plus fort.

La présence de ce petit félin, de taille inférieure à *Felis sylvestris* est repéré dans certains niveaux anciens comme le loess ancien moyen d'Achenheim (P. Wernert, 1957); pour le dénommer l'auteur le rapproche de *Felis minuta* Schmerling, 1834.

Or, Schmerling a pris comme type de cette espèce deux humérus, l'un d'un individu adulte, l'autre d'un animal encore jeune, dont il n'a donné aucune mesure, notant seulement que ces os sont de petite taille. Comme le remarque Bourguignat, il s'agit d'une espèce « peu caractérisée »[1].

D'ailleurs, selon Stehlin, Schmerling a créé son espèce sur des éléments très disparates et probablement sur des éléments de Chats domestiques. Il n'est donc pas question de rapporter à la pseudo-espèce de Schmerling les restes de Lunel-Viel.

Comme le petit Chat sauvage de Lunel-Viel est bien caractérisé et ne se rapporte pas à *Felis sylvestris*, je propose de le nommer *Felis monspessulana* n. sp [2].

J'ai choisi ce nouveau nom spécifique afin de rappeler que c'est le gisement de Lunel-Viel, près de Montpellier, qui a fourni le type de cette nouvelle espèce, la mâchoire supérieure 9-2448.

Diagnose : Chat sauvage de petite taille dont la dentition est caractérisée par l'absence de P^2. La P^3 et particulièrement robuste et possède un denticule antérieur, la P^4 un talon très développé. A la mandibule, les molaires paraissent plus réduites que sur le Chat sauvage actuel et le rapport de la longueur des molaires inférieures à la longueur de la carnassière inférieure est égal à 2,6 — 2,8.

2. *Les Chats sauvages du Quaternaire moyen.*

La plupart des gisements du Quaternaire moyen ont fourni des restes de petit félin, mais ils sont si rares qu'il est impossible de les déterminer spécifiquement et de dire s'ils se rattachent ou non à l'espèce de Lunel-Viel.

a. *En Hongrie*, Villany a donné une extrémité distale de 3^e métatarsien, une canine et une I^3 droite (Kormos, 1932). Kormos (1911) cite *Felis catus* dans la liste de faune de Püspökfürdo et Kretzoi (1937 - 1938) cite à Gombaszog un *Felis* sp. plus petit qu'un Lynx mais plus gros que *Felis sylvestris*. L'élément le plus caractéristique est encore une mandibule de Csarnotà décrite et attribuée à *Felis manul* par Kormos qui « indique que la carnassière est plus courte que chez *Felis sylvestris*, à lobe antérieur bas et étroit et à lobe postérieur extraordinairement haut » (*in* Stehlin, 1933); cette détermination apparaît comme très douteuse à Steblin.

1. Il n'empêche que ce même auteur lui rapporte un maxillaire de Saint-Cézaire parce qu'il est de petite taille.

2. Le matériel de la grotte de Lunel-Viel avait été rapporté par M. de Serres (1828) à *Felis ferus*, Erxleben 1777, dénomination qui avait été reprise par Bourguignat en 1879. M. Boule en 1907 rapporte ces restes à *Felis ocreata* Gmelin, le Chat sauvage d'Afrique, en les groupant avec ceux de Grimaldi, ce qui est erroné, nous le verrons plus loin. Plus tard Miller démontre la synonymie *Felis ferus* = *Felis sylvestris* et donne la priorité à ce dernier nom donné par Schreber en 1777 aussi. Dans cette perspective, les Chats sauvages de Lunel-Viel se trouveraient intégrés à *Felis sylvestris*, ce qui n'est pas valable, nous venons de le voir.

Source : MNHN, Paris

b. *En Allemagne*, le gisement de Maner a livré deux vertèbres rapportées par Soergel (1914) à *Felis* cf. *catus ferrus*. Une extrémité distale de radius gauche provient de Voigstedt (E. Thenius, 1965); elle est très proche de celle de *Felis sylvestris*.

c. *En Autriche*, le gisement d'Hundsheim a donné un maxillaire supérieur attribué à *Felis catus* L. par W. Freudenberg (1914); ce maxillaire n'appartient pas à *Felis monspessulana* n. sp. car il possède un alvéole de 2 mm de longueur pour la P^2.

d. *En France*, le loess ancien d'Achenheim[1] a livré un fragment de demi-mandibule gauche de Chat sauvage que P. Wernert avait attribué dubitativement, nous l'avons vu, à *Felis minuta* Schermling à cause de sa petite taille. Il s'agit peut-être là d'un élément que l'on peut rapporter au *Felis monspessulana* de Lunel-Viel.

A *Montsaunès*, enfin, Harlé (1894) signale, sans aucun détail, un Chat « plus grand que le Chat domestique ».

3. *Rapports avec les Chats du Quaternaire ancien et du Pliocène.*

On ne connaît pas de Chats au Quaternaire ancien.

Seul, le gisement d'*Olivola* a livré des restes très rares de *Felis lunensis* Martelli. D'après Stehlin « comme dimensions et comme structure des dents l'échantillon est si voisin de l'espèce actuelle que trouvé dans un gisement pleistocène, il n'en eût probablement pas été écarté »; cette remarque incite à considérer cet élément avec la plus grande prudence[2].

Les sables *pliocènes de Montpellier* ont livré une mandibule gauche avec les deux dernières molaires en place (*Felis christoli*); il s'agit d'un Chat de forte taille dont la carnassière « porte en arrière un tubercule ou talon bien détaché; les pointes des prémolaires sont moins élancées » (Ch. Depéret, 1890, p. 42), et que Gervais rattache au groupe des Servals.

Le Chat décrit par Depéret et qui provient du *Pliocène du Roussillon* est représenté par une portion de mandibule droite qui porte les trois molaires; à cause de la forme peu dilatée du lobe postérieur de la carnassière inférieure, l'auteur le rapproche du *Felis maniculata* d'Afrique, tout en le considérant comme « une espèce du groupe *Catus* ». D'après les figures de Depéret, il semble que l'animal du Roussillon soit d'une taille supérieure au fossile de Lunel-Viel et effectivement plus proche, par sa taille, du Chat sauvage actuel.

Il semble donc que le Chat sauvage de Lunel-Viel n'ait pas une origine européenne et qu'il soit le plus ancien Chat sauvage de petite taille rencontré en Europe.

FELIS SYLVESTRIS Schreber, 1777

Tableau 88.

Dans les gisements du Quaternaire supérieur (Rissien et Würmien) on trouve des restes fragmentaires de Chats sauvages d'assez forte taille et tout à fait comparables à la sous-espèce décrite par Miller, *Felis sylvestris tartessia*, actuellement localisée en Espagne.

A. Restes du Sud-Est de la France

1. — *Grimaldi* : c'est par erreur que M. Boule a attribué les restes de Chat sauvage de Grimaldi à *Felis ocreata* (Chat sauvage actuel d'Afrique) [3].

Les mesures données par l'auteur dénote un animal plus fort que l'espèce africaine et le rapport longueur des molaires/longueur de la carnassière inférieure est égal ou inférieur à 2,50, ce qui le rapproche beaucoup plus des dentitions inférieures du Chat sauvage d'Europe (2,45) que de celles des Chats sauvages d'Afrique (2,38).

2. *La grotte de l'Observatoire* a fourni en particulier une mâchoire supérieure (n° 1813) figurée par M. Boule (pl. XVIII, fig. 10) qui montre un alvéole pour la P^2; la carnassière supérieure mesure 13,5 mm × 6,1 mm ce qui dénote une dent longue, plus longue que celle du *Felis monspessulana* de Lunel-Viel. Ajoutons que le parastyle de P^3 est très effacé comme chez le Chat sauvage actuel, dont il ne diffère que par une taille légèrement plus forte.

1. Qui date probablement du début du Quaternaire supérieur.
2. Il est probable qu'il tombera en synonymie avec *Felis sylvestris*.
3. Dès 1929, R. Vaufrey avait remarqué cette erreur de rapport dentaire faite par M. Boule.

Source : MNHN, Paris

3. En dehors des Alpes-Maritimes, le Chat sauvage est un fossile très rare dans le Sud-Est de la France, à moins qu'il ne soit passé inaperçu.

Il a seulement été signalé par Gagnière et Germand (1932) à la *Vallescure* où il est représenté par une moitié inférieure d'humérus droit [1].

D'après Stehlin, c'est pourtant un fossile assez répandu en France au Quaternaire supérieur (Moustérien, Magdalénien...).

B. Conclusions

Les Chats sauvages du Sud-Est de la France appartiennent à deux espèces distinctes : l'un, *Felis monspessulana*, est de taille réduite et paraît être assez caractéristique du Quaternaire moyen; l'autre, *Felis sylvestris*, est de plus forte taille et se rencontre au Quaternaire supérieur. Les deux espèces sont des fossiles très rares. Pour l'instant il ne semble pas possible que la petite espèce ait pu donner la grande car *Felis monspessulana* est probablement plus évolué que *Felis sylvestris*. L'absence de P^2 chez *F. monspessulana* suffit à démontrer que l'animal avait atteint un stade évolutif particulièrement avancé, non atteint par l'espèce du Quaternaire supérieur [2].

Il semble, selon P. Teilhard de Chardin (1945), qu'il se produise le même phénomène dans le Pleistocène de Chine : le *Felis* cf. *chinensis* du Pleistocène inférieur est petit (la M_1 mesure 7,8-8,7 mm), c'est-à-dire qu'il est d'une taille comparable à celle de *Felis monspessulana*; puis dans la localité 1, la longueur de la carnassière inférieure atteint 9,6 mm comme chez le *Felis sylvestris* de Grimaldi; le maximum est atteint au Pleistocène supérieur où l'on peut remarquer une carnassière inférieure qui mesure 10-10,7 mm et l'absence de P^2. Il est donc possible qu'aient existé au Quaternaire des relations entre les Chats sauvages de Chine et ceux d'Europe.

Groupe des Panthères

FELIS (PANTHERA ?) LUNELLENSIS n. sp.

Tableaux 89, 90.
Planches XXV.

Sous ce nom, je désigne les restes d'un Félin de la taille d'une Panthère dont les éléments proviennent de la grotte de Lunel-Viel; trois individus, au moins, sont représentés.

A. Dentition supérieure (tabl. 89, fig. 70)

Le fragment le plus complet provient de la couche 9 (LVI-9-1380) et porte la canine et les deux prémolaires supérieures; LVI-10-2041 porte I^3, la canine et P^3, alors que LVI-3-1967 porte seulement P^3 et P^4.

La seule incisive présente est une I^3 de forte taille mais incomplète, car elle est usée sur la face labiale et cassée latéralement.

Ces fragments comparés à trois crânes de Panthères actuelles permettent de voir des différences entre l'espèce fossile et l'espèce actuelle. Un plus fort développement de la canine qui est plus grosse que sur les Panthères actuelles mais porte comme chez celle-ci les sillons externes caractéristiques des Félins; l'indice épaisseur/largeur prise au collet de la dent, donne un indice de 0,78, ce qui est légèrement inférieur à ce que l'on peut observer (0,80 en moyenne) sur la Panthère actuelle; la canine est séparée de l'alvéole de la I^3 d'une part et de la P^3 d'autre part, par deux diastèmes, le second étant plus important que le premier.

La P^3, comme la carnassière supérieure, porte les traces de l'usure faite par les dents inférieures sur leur face linguale. La P^3 est une dent massive et relativement longue; son parastyle, rejeté du côté interne, est assez développé en longueur contrairement à ce que l'on voit chez les Félins en général (J. Piveteau,

1. La demi-mandibule droite sans dent que j'ai signalée (1960) à la grotte de Rigabe et qui appartient à un *Felis* de petite taille en train d'acquérir sa dentition définitive, provient d'un jeune Lynx.

2. Cependant cette remarque reste une hypothèse de travail car elle ne porte que sur le seul fragment de maxillaire supérieur de Lunel-Viel.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 89. — *Dentitions supérieures des Panthères du Quaternaire ancien et moyen*

Mesures	Quaternaire moyen					Quaternaire ancien			
	Lunel-Viel (fouilles E. Bonifay) *Felis (Panthera) lunellensis* n. sp.					Tagelan *Felis schreuderi*		Saint-Vallier *Panthera schaubi* (J. Viret, 1954)	
	3-1967	9-1198	9-1380	9-1917	10-2041	Spec. B	Spec. D		
Diastème I^3-C^3	–	–	9,2	–	8,2	–	–	–	–
Diastème C-P^3	12 env.	–	14,4	–	13,0	–	–	–	–
Diamètre transversal (au collet) de la canine	–	–	15,7	–	15,1	–	–	–	–
Épaisseur (au collet) de la canine	–	–	12,3	–	11,8	–	–	–	–
P^3 Longueur	18,3	–	18,9	19,0	18,2	18,8	–	14 env.	–
Largeur	9,8	–	9,2	8,9	9,9	10,0	–	–	–
P^4 Longueur	25,3	26,3	25,9	–	–	–	29,0	21,2	22,5
Largeur	12,9	14,2	13,7	–	–	–	13,0	11,7	11,5

Source : MNHN, Paris

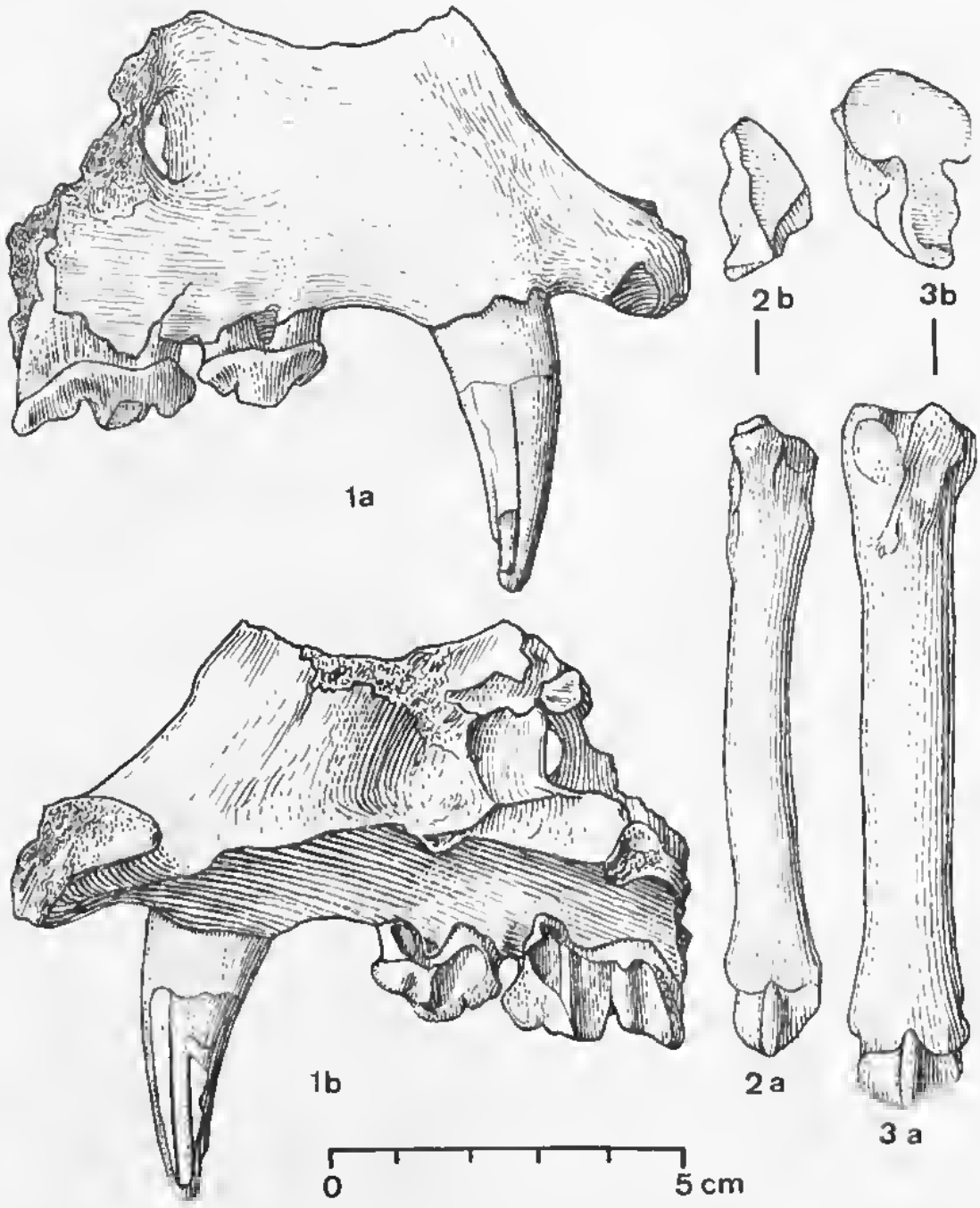


Fig. 70. — *Felis (Panthera) lunellensis* n. sp. Grotte de Lunel-Viel

1. Fragment de mâchoire supérieure droite (9-1380) : 1*a*. face externe; 1*b*. face interne.
2. Deuxième métatarsien (0-2956) : 2*a*. face postérieure; 2*b*. extrémité proximale.
3. Troisième métatarsien (0-2956, trouvé en connexion avec le précédent) : 3*a*. face postérieure; 3*b*. extrémité proximale.

Source : MNHN, Paris

1948); son protocône est haut et massif, coudé vers l'arrière; il est suivi d'un denticule postérieur qui aboutit dans un cingulum peu développé; la plus grande largeur de la dent se situe transversalement au denticule postérieur.

La P^4 est assez comparable à une carnassière supérieure de Panthère actuelle mais en plus gros; le parastyle est large, le protocône triangulaire est pointu, le métacône tranchant; une différence cependant est visible, quand l'usure n'a pas attaqué le talon, c'est la robustesse de celui-ci. Il paraît être plus projeté vers l'avant que sur la Panthère actuelle.

Sur aucun maxillaire la M^1 n'est conservée; sur un fragment cependant, il semble qu'une partie de l'alvéole soit présente : elle est alors située un peu plus en arrière que sur les crânes actuels.

Le principal caractère des trois maxillaires supérieurs de Lunel-Viel est l'absence de P^2, toujours présente chez la Panthère actuelle même chez les sujets âgés [1]; ceci se retrouve chez les Machairodontidés et sur des genres en position intermédiaire entre ces derniers et les Félinés comme *Therailurus* (J. Piveteau, 1948) et *Metailurus* (O. Zdansky, 1927); c'est par contre un caractère très rare chez les Félins actuels, en dehors du sous-genre *Lynx* dont il est la caractéristique [2]; chez la Panthère, le Lion, le Tigre, la P^2 est toujours présente : E. Schmid (1940) signale son absence accidentelle sur un seul maxillaire de *Panthera nebulosa*. C'est aussi une dent qui manque fréquemment chez les individus âgés d'*Acinonyx*. Il faut noter ici que toutes les mâchoires supérieures connues de Panthères fossiles du Quaternaire supérieur possèdent la P^2, seule une Panthère fossile des loess récents de Mosbach présente la même lacune du côté gauche, mais la dent existe du côté droit (E. Schmid, 1940).

B. **Dentition inférieure** (tabl. 90, fig. 71)

La mandibule (LVI-9-991) de Lunel-Viel que je rapporte à la même espèce que les trois maxillaires déjà décrits, est massive; elle présente un bec de Félin très caractéristique, mais la symphyse des deux branches mandibulaires est très épaisse et particulièrement lourde.

Les incisives sont toutes absentes, probablement tombées avant la mort de l'animal.

Les canines sont usées sur leur face linguale par leurs homologues supérieures. Il existe un long diastème entre la canine et la P_3 (20 mm) et les bords supérieurs de la mandibule ne sont pas, à cet endroit, aussi tranchants que chez la Panthère actuelle : la résorption de l'os mandibulaire au niveau du diastème est moins accentuée.

La P_3 possède un petit parastylide, suivi d'un protoconide relativement bas à bords mousses, et d'un métastylide important : le denticule antérieur de la P_3 est toujours absent chez les Panthères actuelles.

La P_4 est usée, mais on distingue encore nettement que la largeur maximum est au niveau de son métastylide. La dent est relativement plus épaisse et plus trapue que chez l'espèce actuelle.

La M_1 est mal conservée, très usée. On distingue cependant un talonide vestigial qui forme un léger renflement au bas du protoconide, comme celà se rencontre chez la Panthère actuelle, mais un peu plus développé chez le fossile. Elle dépasse la longueur de P_4 de 1,8 mm ce qui est plus que ce que l'on observe chez les Panthères actuelles. La mandibule de Lunel-Viel se caractérise donc en général par une plus grande robustesse que chez la Panthère actuelle [3].

C. **Le squelette postcrânien**

Les restes sont rares : deux métatarsiens et deux calcanéums.

1. *Les métatarsiens* (Mt2 et Mt3 gauches) (fig. 70) proviennent de la même patte et ont été trouvés dans une des poches d'argile (couche zéro) situées dans les parois de la grotte. Ils mesurent 88,5 mm (Mt2) et 98,5 mm (Mt3).

1. Il est possible que la P^3 du Félin de Lunel-Viel ait été une dent caduque, ce qui impliquerait alors une certaine réduction de cette prémolaire; de toutes manières, la réduction ou l'absence de la P^3 ne s'observe pas chez les Panthères actuelles.

2. L'absence de P^3 chez un *Felis*, autre que les Lynx, a déjà été rencontrée par P. Teilhard de Chardin (1945) sur le *Felis abeli* du Pliocène du Honan en Chine; il n'y a cependant aucune relation avec le fossile de Lunel-Viel, car le fossile chinois est de la taille d'un Tigre.

3. Les fouilles M. de Serres n'ont fourni qu'une portion de maxillaire supérieur droit avec D^2 et la tuberculeuse.

Source : MNHN, Paris

Ces métapodes sont beaucoup plus puissants que ceux des Panthères actuelles (75 mm pour Mt2 et 85 mm pour Mt3, n° 526, coll. Regalia), mais leur morphologie est identique : même aplatissement antéro-postérieur de la diaphyse du troisième métatarsien, même détail des deux têtes articulaires, et une même arête longitudinale longe le côté externe de la diaphyse du deuxième métatarsien.

2. Sur les deux *calcanéums*, l'un provient des limons rouges (10115), l'autre, fragmentaire, de la couche 9 (n° 2913). Ils sont beaucoup plus massifs que ceux de la Panthère actuelle et atteignent la robutesse du calcaneum de *Crocuta*, mais la disposition des facettes articulaires est la même que celle de la Panthère actuelle. La hauteur totale est de 69,3 mm; la largeur transversale aux facettes astragaliennes est de 27,9 mm (10115) et 30,5 mm (9-2913).

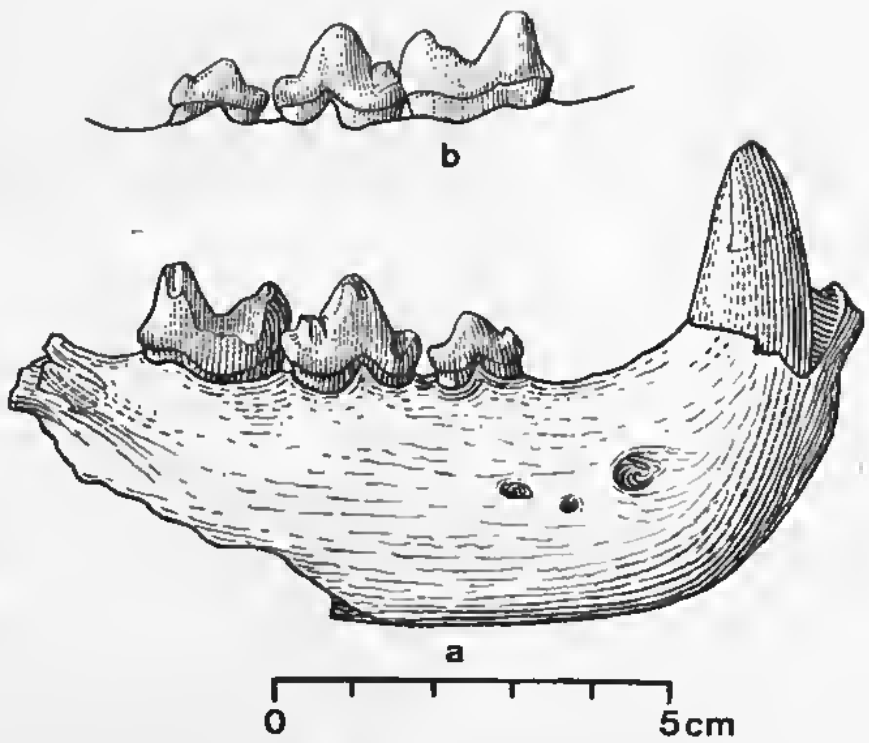


Fig. 71. — *Felis* (*Panthera?*) *lunellensis* n. sp. Grotte de Lunel-Viel.

Demi-mandibule droite (LVI-9-991) : *a.* face externe; *b.* dentition, face interne.

D. Comparaisons

1. *Rapports avec les Panthères du Quaternaire moyen.*

Le matériel de Lunel-Viel est réduit; pour le Quaternaire moyen il est cependant très important.

a. *Allemagne :* De cette période, on connaît seulement des restes de Félins de la taille d'une Panthère à *Mosbach* et à *Mauer*, peut-être à *Voigstedt*; dans ce dernier gisement, il y a une deuxième phalange que E. Thenius (1965) attribue à *Felis* cf. *pardus*.

Le gisement de *Mauer* (Soergel, 1914) a fourni une M_1, et une demi-mandibule droite avec les trois dents molaires et l'alvéole de la canine, qui a été décrite par Rüger (1928). Comme sur les exemplaires de Lunel-Viel, on peut remarquer que la Panthère de Mauer présente un reste de talonide à la carnassière inférieure, plus puissant que sur l'espèce actuelle, et qu'elle est de taille plus grande que celle-ci.

D'aprés E. Schmid (1940), la mandibule de Mauer a une grande parenté avec les Léopards actuels d'Afrique, car les prémolaires montrent une certaine tendance à regresser, mais elle s'en distingue par des mensurations différentes. Cet auteur la désigne sous le nom de *Felis* cf. *pardus*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 90. — *Dentitions inférieures des Panthères du Quaternaire ancien et moyen*

Mesures	Quaternaire moyen.					Quaternaire ancien			
	Lunel-Viel (1)		Mauer (Rüger, 1928)		Mosbach (Schmidtgen, 1922)	Tegelen *Felis schreuderi* (Kœnigswald)		Saint-Vallier *Panthera schaubi* (J. Viret, 1954)	
	Fouilles E.B. 9-991	Fouilles M. de Serres				Spec. A	Spec. B	N° 137	N° 138
Diamètre longitudinal (au collet) de la canine	13,7	–	–	–	–	–	–	–	–
Épaisseur (au collet) de la canine	11,3	–	–	–	–	–	–	–	–
Diastème C-P_3	20,0	17	18	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule au milieu du diastème	31,8	–	–	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous P_4	32,0	30	29,5	–	–	–	–	–	–
P_3 Longueur	12,6	13	13,2	–	–	14,3	15,7	10,7	13
Largeur	6,2	–	6,9	–	–	9,5	5,6	5,6	6,8
P_4 Longueur	17,5	18	17,5	–	–	19,5	21,5	14,1	16,2
Largeur	9,5	–	9,2	–	–	9,8	10,5	7	8
M_1 Longueur	19,2	20	18,3	18,2	21,8	20,2	–	16,3	18,9
Largeur	9,2	–	8,4	8,4	11,4	9,6	–	7,8	8,2
Longueur P_3-M_1	48,5	49	47,2	–	–	–	–	–	–

1 *Felis (Panthera) lunellensis* n. sp.

Source : MNHN, Paris

Le gisement de *Mosbach* a livré une M_1 isolée de forte taille rapportée par Schmidtgen (1922) à *Felis pardus*; les autres restes de Mosbach décrits par E. Schmid (1940) proviennent du loess récent situé sur les sables mindéliens et se groupent avec les Panthères du Quaternaire supérieur.

b. *Autriche :* La faune d'Hundsheim a fourni une P^3 gauche qui mesure 18 mm × 6,5 mm et divers os : un scapholunaire, un quatrième métacarpien et un troisième métatarsien qui sont 25 % plus grand que ceux des Léopards récents (W. Freudenberg, 1914).

c. En *Hongrie*, Gombaszög a livré une P_1 et une P_4 de *Panthera* sp. (M. Kretzoi, 1937-1938), et Villany un fragment de M_1 (Kormos, 1932).

Le gisement de Lunel-Viel a donc fourni, et de loin, le matériel le plus abondant.

La morphologie des restes de Lunel-Viel, en particulier ceux du squelette, milite en faveur d'un rapprochement avec le sous-genre *Panthera*, mais il me paraît difficile d'intégrer sans hésitation ces restes à ce sous-genre. Outre l'absence ou la réduction de P^2, les caractères originaux de ce fossile sont la présence d'une cuspide antérieure à la P_3, la résorption moins accentuée de la mandibule au niveau du diastème canine — P_3 et la robutesse du squelette. Je propose donc d'appeler ce félin *Felis* (*Panthera*?) *lunellensis* n. sp. et souligner par un point d'interrogation le rapprochement probable avec *Panthera*, qu'il sera possible de vérifier en étudiant du matériel complémentaire.

Diagnose : Félin de la taille d'une grosse Panthère caractérisé par l'absence de P^2. La canine supérieure est forte. La P^3 possède un parastyle assez développé. La P^4 est puissante à talon robuste. La mandibule est massive avec une symphyse particulièrement épaisse. La résorption de l'os mandibulaire au niveau du diastème est peu accentuée. La P_3 possède un denticule antérieur. La P_4 est épaisse et trapue. La carnassière inférieure est plus longue que P_4 et possède un talonide vestigial relativement important.

2. *Rapports avec les Panthères du Quaternaire inférieur.*

On connaît des Panthères, au Quaternaire inférieur, qui font partie de la faune villafranchiennne; ce sont *Panthera schaubi* de Saint-Vallier décrite par J. Viret (1954) et *Panthera schreuderi* de Tegelen décrite par Koenigswald sur 14 dents isolées.

a. *Panthera schreuderi.*

Celle-ci est caractérisée par une dentition assez forte, proche de celle du Lion; ces caractères se retrouvent sur le *Felis toscana* Schaub du Val d'Arno mais d'après Koenigswald les prémolaires sont moins déprimées ches ce dernier[1]. N'ayant de ce félin que des dents isolées, il est assez difficile de se faire une idée de l'aspect exact de la dentition et en particulier des diastèmes, de la position relative des dents les unes par rapport aux autres, de l'épaisseur du corps de la mandibule, etc., autant d'éléments qui permettraient des comparaisons; en nous limitant aux dents, nous pouvons voir que le développement de la P_3 est bien supérieur chez *Panthera schreuderi* que sur le félin de Lunel-Viel qui n'atteint vraisemblablement pas sa taille.

c. *Panthera schaubi.*

En ce qui concerne le Félin de Saint-Vallier, il est peut-être, comme le pense J. Viret, l'ancêtre de certaines Panthères quaternaires plus récentes, mais sa taille réduite, sa dentition supérieure avec P^2, son museau court et large, l'éloigne de l'ascendance du félin de Lunel-Viel. H. Hemmer a d'ailleurs démontré dans une étude récente que le Félin de Saint-Vallier n'appartenait ni au genre *Panthera* ni à un genre connu de félidé fossile ou actuel; il l'a individualisé sous le nom de *Viretailurus*[2].

Il faut probablement rechercher l'ascendance du *Felis lunellensis* de Lunel-Viel parmi les Félins asiatiques de la fin du Pliocène ou du début du Quaternaire, mais le fait que nous ignorions la forme exaote du crâne, ce qui est primordial, empêche des investigations plus poussées.

FELIS (PANTHERA) PARDUS L. *FOSSILIS*

Tableaux 91 et 92.

Il est inconstestable que c'est le Midi de la France qui a livré la grande majorité des restes fossiles de Panthère du Quaternaire supérieur.

1. On peut se demander s'il n'existe pas des relations très étroites entre ces deux espèces (synonymie?).
2. Studien an « *Panthera* » *schaubi* Viret, aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). N. Jb. *Geol. Paläont.* Abh. 122, 3, pp. 324-336, 1964.

Source : MNHN, Paris

A. Les Panthères fossiles du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France

Les gisements de Vence et de l'Observatoire ont fourni des crânes décrits par E. Lartet (1867), Bourguignat (1879) et M. Boule (1927).

Il n'est pas question de reprendre ici la description détaillée de ce matériel, particulièrement bien étudié par ces différents auteurs; nous nous bornerons à en donner une vue d'ensemble en essayant de dégager les caractères par lesquels les Panthères du Quaternaire supérieur se distinguent de celles du Quaternaire moyen.

a. *Caverne de Mars à Vence.*

C'est E. Lartet qui a décrit, le premier, le crâne de Panthère de Vence sous l'appellation *Felis leopardus? fossilis*; il le tient pour identique au Léopard du Cap. Bourguignat, 12 ans plus tard, dédie une nouvelle espèce à son précédecesseur et attribue ce même crâne de Vence à *Leopardus larteti*; il crée d'ailleurs deux autres espèces avec les restes de Panthères du même gisement, une mandibule qu'il nomme *Leopardus filhollanus* et deux fragments de mâchoires : *Leopardus brachystoma*. Mais M. Boule en 1906 attribue, avec raison, tout le matériel de Vence à *Felis pardus fossilis*. Dans ce même travail, M. Boule donne le relevé des Panthères recueillies aux grottes de Grimaldi, à la grotte des Enfants et à la grotte du Prince[1]. Deux remarques faites par M. Boule sont très importantes au sujet de la dentition supérieure : « l'unique tuberculeuse paraît avoir été plus développée que dans les formes vivantes. Chez ces dernières il n'y a, pour cette dent, qu'une ou deux alvéoles largement confluentes. Sur les pièces fossiles, aussi bien de Malarnaud que de Vence et de Grimaldi, la tuberculeuse, quand elle existe, est plus allongée dans le sens transversal et quand elle n'existe pas, il y a deux alvéoles bien distinctes ». Plus loin, en parlant de la dentition inférieure, M. Boule note que « la première molaire en place (3e prémolaire) paraît être légèrement plus développée. La 4e prémolaire a toujours ses denticules antérieurs et postérieurs bien accusés, tandis que, sur beaucoup de formes vivantes, le denticule antérieur est atténué. Aujourd'hui la longueur de cette 4e prémolaire est sensiblement égale à celle de la carnassière. Chez nos fossiles la carnassière est toujours un peu plus longue que la prémolaire voisine ».

On peut donc conclure que le développement de la carnassière inférieure, relativement à la P_4, la distingue de l'espèce actuelle *Felis* (*Panthera*) *pardus*.

b. *L'Observatoire.*

Le très beau matériel de la grotte de l'Observatoire ne fait que confirmer une certaine uniformité de la taille de l'espèce fossile qui a tendance à atteindre celle des « plus belles Panthères africaines actuelles ». Sur tous les crânes on peut observer la présence constante d'une P^2, ce qui la différencie du *Felis lunellensis* de Lunel-Viel.

c. *Autres gisements.*

En dehors des trois gisements cités ci-dessus, il y a quelques restes de Panthères au *Lazaret* (Rissien) où elle représente 1,43 % de la faune totale (restes d'au moins trois individus), selon S. Gagnière (1959). En dehors des Alpes-Maritimes, c'est un fossile assez rare; M. Paulus (1947) en a signalé trois dents isolées à la *Balauzière* et deux métapodes isolés à la *grotte Bayol*, gisements situés dans la vallée du Gardon. Elle est signalée à *Mialet* dans le Gard et dans la caverne de *Châteaudouble* dans le Var (Stehlin, 1935). A la *Vallescure*, il y a deux extrémités proximales de cubitus (Gagnière et Germand, 1932) et une P_4 à la *Verrerie* (Hugues, Garrimond, Gagnière et Marcellin, 1951).

Comme le faisait remarquer Stehlin, on ne peut pas qualifier la Panthère de fossile très rare puisqu'elle est présente dans une bonne soixantaine de gisements; il n'empêche que sa répartition « est sensiblement plus restreinte que celles du Lion » et que sa zone de répartition optima est localisée au Sud de l'Europe moyenne.

B. Expansion des Panthères fossiles au Quaternaire supérieur

L'expansion maximale de la Panthère dans le Sud-Est de la France paraît être contemporaine du Rissien et de l'interglaciaire Riss-Würm; le plus beau matériel fossile, nous venons de le voir, provient de Vence (Riss-Würm), de l'Observatoire (dont certaines couches sont risiennes), de la grotte du Prince (dont il est de plus en plus probable qu'elle ait livré des fossiles d'âge rissien).

En dehors du Sud-Est, les gisements bien connus de *Malarnaud* (L. Pales, 1929)[2] et de la grotte de *Lherm* (M. Boule, 1927), par exemple, ont livré des restes de Panthères mais ont aussi vraisemblablement contenu des couches anté-würmiennes; il en est de même d'un bon nombre des gisements cités par Stehlin.

1. J'ai moi-même pu en compléter l'étude en prenant les mesures indispensables pour caractériser l'espèce.
2. Il ne s'agit pas du crâne figuré par M. Boule dans la monographie de Grimaldi et qui était un faux.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 91. — *Dentitions supérieures des Panthères du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France*

Mesures	Observatoire				Grotte des enfants		Grotte du Prince	Vence	La Baume (M. Paulus, 1947)
	N° 1842	N° 1854	N° 1857	N° 1861	N° 1349	N° 1343	N° 1329		
Diamètre transversal (au collet) de la canine	–	–	–	–	–	–	–	13	–
P^3 Longueur	–	–	–	–	–	–	–	17	–
Largeur	–	–	–	–	–	–	–	18	–
P^4 Longueur	25,3	24	27,5	25	26	26	26	24–25	24,4
Largeur	11,5	11,5	15	12,5	14	12,5	14	12,5–15	12,2
Longueur du crâne	–	–	210	192	–	–	–	190	–
Écartement minimum entre les carnassières	–	–	49	47	–	–	–	–	–
Longueur $P^3 + P^4$	–	–	55,2	47,5	–	–	–	51 52	–

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 92. — *Dentitions inférieures des Panthères du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France*

Mesures	Observatoire				Grotte des enfants Coupe 9 et 10		Vence (BOURGUIGNAT, 1879)	La Balauzière (M. PAULUS, 1947)
	1857	1858	1860	1861	134	1348		
Diastème C – P_3	14,5	18,5	14,0	14,0	19	17	11 (?)	–
Hauteur de la mandibule au niveau du diastème	30,5	32,0	26,0	27,5	–	–	31,5	–
Hauteur de la mandibule sous P_4	–	–	–	–	–	–	13,5 env.	–
P_4 Longueur	–	–	–	–	–	–	19,0	17,0–17,5
Largeur	–	–	–	–	–	–	10,0	7,6– 8,9
M_1 Longueur	21,9	21,8	19,0	18,0	20	20	20,5	–
Largeur	–	–	–	–	–	–	9,0	–
Longueur P_3 – M_1 aux alvéoles	56,5	54,5	48,3	49,8	51	54	54,0	–
Longueur totale de la mandibule	148 env.	155 env.	132 env.	140 env.	–	–	121 env.	–
Hauteur de la branche montante	68,0	–	60,0	–	–	–	–	–

Source : MNHN, Paris

Par contre, la Panthère paraît se raréfier dès le début du Würmien. Sa disparition, qui date de l'époque Aurignacienne, permet de penser que la Panthère fossile se révèle « sensible aux rigueurs du climat » (Stehlin, p. 94) et qu'elle n'a pas pu supporter le froid du Würm III.

C. Origine

Les travaux de H. Hemmer (1964), comme nous l'avons vu, ont abouti à isoler le Félin de Saint-Vallier et à lui donner le nouveau nom générique de *Viretailurus*. Il n'y a donc aucune parenté avec le sous-genre *Panthera*. Là encore, nous ignorons l'origine de l'espèce quaternaire, origine qu'il faudra vraisemblablement rechercher hors d'Europe.

Groupe des Lions

FELIS SPELAEA Goldfuss, 1832

Tableaux 93, 94, 95.

A. Gisements du Sud-Est de la France

Les fouilles récentes effectuées dans le Sud-Est de la France n'ont pas permis d'exhumer beaucoup de matériel relatif au grand Chat des cavernes.

1. *Lunel-Viel* (figures 72 et 73).

Les restes les plus anciens sont ceux de Lunel-Viel d'âge Mindel-Riss; le matériel est pauvre : une canine, des os longs et des métapodes isolés.

La canine supérieure provient de la tranchée Marcel de Serres, grotte I (n° 2711). Elle est reconnaissable à sa forme allongée, la racine n'occupant pas plus de la moitié de la longueur totale de la dent; sur sa face externe, on distingue les deux sillons longitudinaux caractéristiques des *Felis*. Elle mesure 117 mm de hauteur totale et 27,5 mm de largeur au collet. Deux fragments de cubitus proviennent des niveaux 5 et 6 (n° 1771 et 167); le premier est presque complet et seule manque l'épiphyse distale; il dénote un animal beaucoup plus robuste que le Lion d'Afrique occidentale qui me sert de terme de comparaison.

Les métapodes sont au nombre de 9 et sont d'assez forte taille; en les comparant à des métapodes de *Felis spelaea* würmiens, ils sont de longueur assez comparable mais tous un peu plus massifs (Tabl. 93). Ce dernier caractère a été remarqué par F. E. Koby (1941) qui pense que cette massivité des métapodes éloigne nettement le grand Chat des cavernes du Lion actuel, qui a des métapodes beaucoup plus grêles. Au point de vue morphologie, rien ne les distingue les uns des autres.

2. *Rigabe.*

Les couches rissiennes de Rigabe ont fourni une canine incomplète.

3. *Vence.*

Un peu postérieur aux restes de Lunel-Viel, le squelette de Vence, Riss-Würm, est un des plus beaux élément trouvés dans le Sud-Est.

Il n'est pas question de revenir sur l'étude très précise effectuée par M. Boule (1906); peut-être cependant est-il nécessaire d'insister sur sa conclusion : « il offre pourtant quelques traits particuliers; les os des membres très épais, dénotent un animal plus lourd et plus trapu (que le Lion actuel). Son crâne diffère des crânes des Lions vivants ou fossiles ». Mais, parce que, pour M. Boule, le Quaternaire se devait de fournir des espèces actuelles sub-fossiles, il rapporte le grand Félin de Vence à l'espèce *Felis leo* (variété *edwarsi*). Le travail de M. Boule a cependant le grand mérite de montrer que c'est effectivement du Lion que l'animal de Vence se rapproche le plus, et qu'il n'a aucune relation avec le Tigre.

4. *Gisements würmiens.*

C'est un élément peu abondant dans les gisements à industries moustériennes.

M. Boule (1907) détermine quelques restes à *Grimaldi* « quelques molaires provenant du foyer B de la grotte du Prince et de la 4e coupe de la grotte des Enfants, deux humérus et un astragale trouvés dans l'argile n° 6 ou dans le foyer vert qui surmontait cette argile ». Les dents sont de la taille de celles de Vence, l'humérus est de taille moyenne.

Source : MNHN, Paris

A l'*Observatoire*, le même auteur remarque qu'il n'y a « qu'un fragment de crâne comprenant les parties supérieures des nasaux et des maxillaires, le frontal et le début des pariétaux ».

Dans la *vallée du Gardon*, la *Baume Longue* a fourni à S. Gagnière deux fragments de demi-mandibule gauche avec P_3, P_4 et M_1 (M. Paulus, 1947). Ce même auteur signale aussi une carnassière inférieure trouvée

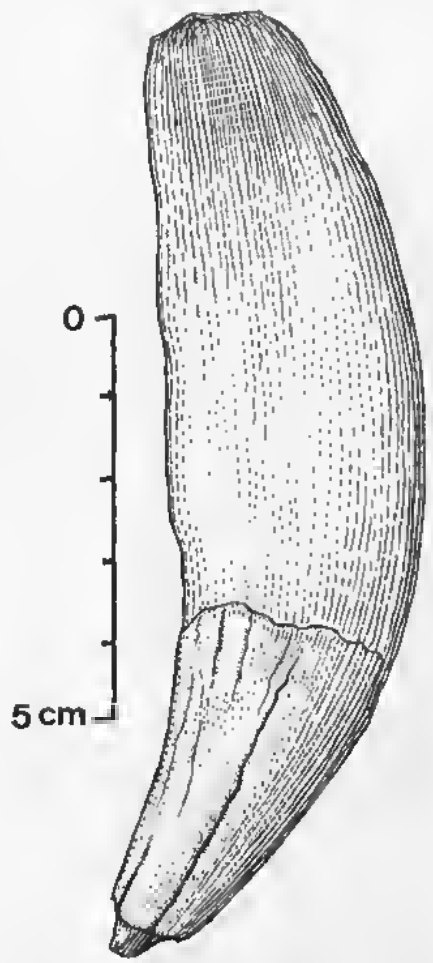


Fig. 72 — *Felis spelaea*, grotte de Lunel-Viel (tranchée M. de Serres, n° 2711).
Canine supérieure droite.

à la grotte de la *Sartanette*. H. de Lumley (1965) le note « très rare » dans la liste de faune du *Bau de l'Aubésier*. Il fait aussi partie de la faune de la fin du Würm I de la *grotte aux Puces* et les niveaux würmiens de la grotte de *Rigabe* ont fourni un maxillaire supérieur droit, avec P^3 et P^4, les alvéoles de P^2 et celui de la tuberculeuse, qui dénote un animal de taille inférieure au grand Chat des cavernes.

Cette liste, peut-être incomplète, fait ressortir le petit nombre d'éléments trouvés dans le Sud-Est de la France.

B. Apparition du *Felis spelæa* en Europe

Comme M. Boule le remarquait, le grand Chat des cavernes est un élément fréquent au Quaternaire supérieur. Dans les faunes du Quaternaire ancien, la place est occupée par les Machairodontidés. Il est donc nécessaire de préciser à quel moment du Quaternaire moyen se situe le remplacement des uns par les autres.

Source : MNHN, Paris

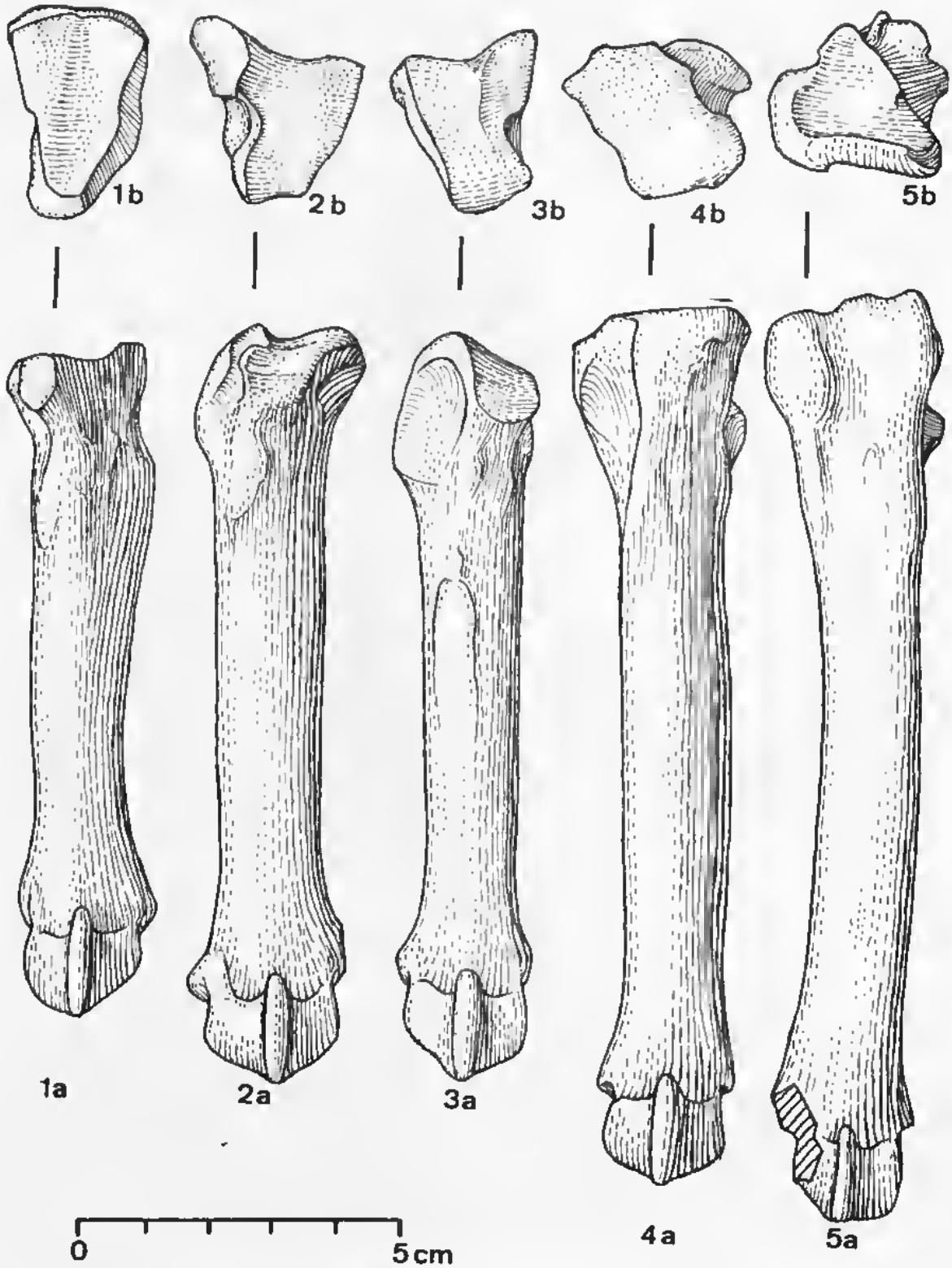


Fig. 73. — Métapodes de *Felis spelaea*, grotte de Lunel-Viel.

1. Deuxième métacarpien gauche (5-354) : 1*a*. face postérieure; 1*b*. extrémité proximale.
2. Troisième métacarpien droit (5-1319) : 2*a*. face postérieure; 2*b*. extrémité proximale.
3. Quatrième métacarpien gauche (3-3149) : 3*a*. face postérieure; 3*b*. extrémité proximale.
4. Quatrième métatarsien gauche (9-2914) : 4*a*. face postérieure; 4*b*. extrémité proximale.
5. Cinquième métatarsien gauche (7-3715) : 5*a*. face postérieure; 5*b*. extrémité preximale.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 93. — *Métapodes de* Felis spelaea

Métapodes	Lunel-Viel		Autres gisements	
M2	4-302	5-334		
Longueur totale	102 env.	104 env.		
Largeur de l'extrémité proximale	23,0	23,5		
Largeur de l'extrémité distale	22,2	22,9		
M3	5-378	5-1319	Moustérien du Castillo	
Longueur totale	116 env.	116,5	117,5	
Largeur extrémité proximale	26,5	26,5	24,0	
Largeur de l'extrémité distale	–	24,2	23,2	
M4	3-3149	6-1523	Moustérien du Castillo	
Longueur totale	114,0	114,5	114,0	
Largeur de l'extrémité proximale	22,5	22,5	20,5	
Largeur de l'extrémité distale	21,9	22,1	21,7	
P4	9-2914		Montfort	
Longueur totale	133,0	–	145,0	
Largeur de l'extrémité proximale	19,0	–	21,6	
Largeur de l'extrémité distale	22,0	–	22,0	
P5	7-3715	5-614	Regourdon	Montgaudier
Longueur totale	143,2	122,5	120 env.	136 env.
Largeur de l'extrémité proximale	29,8	–	–	28 env.
Largeur de l'extrémité distale	23 env.	19,9	20,7	21,7

TABLEAU 94. — *Dentitions supérieures de* Felis spelaea

Mesures	Sud-Est de la France (1)		Autres localités		
	Rigabe	Vence (M. BOULE, 1906)	Cajarc (M. BOULE, 1906)	Mener (FREUDENBERG, 1914)	Lherm (FILHOL, 1871)
Longueur de P^2	8,2	9	9	–	–
Longueur de P^3	24,3	26	26	–	29-29
Longueur de P^4	35,9	39	37	39-44	41-39-38
Longueur de la tuberculeuse	5,9	–	5	–	–

(1) Il faut ajouter deux carnassières supérieures provenant des fouilles M. de Serres à Lunel-Viel et qui mesurent respectivement 38,8 et 36,4 mm. de longueur.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 95. — *Dentitions inférieures de* Felis spelaea

Mesures	Sud-Est de la France			Autres localités		
	Vence (M. Boule, 1906)	Baume Longue (M. Paulus, 1947)	Sartanette (M. Paulus, 1947)	Cajac (M. Boule, 1906)	Mosbach (Freudenberg, 1914)	Lherm (Filhol, 1871)
P_3 Longueur.....	18	18	–	20,0	–	21–21–20
Largeur.....	–	– 9,5	–	–	–	11–11–10
P_4 Longueur.....	28	26,2–27	–	26,0	28,5–27,2	30–31–28
Largeur.....	13	12,7–13	–	13	–	14–15–14
M_1 Longueur.....	29	28,1–30	29,0	28	31,0–28,0	30–31–28
Largeur.....	14	13,9–15,5	–	15	–	14–15–14

Les gisements français que l'on peut classer au début du Mindel comme la Porte du Bois à Abbeville (V. Commont, 1910; H. Breuil, 1939-1940), ou la grotte de Montmaurin dans les Pyrénées ont livré des restes de Machairodontidés et non de grand *Felis*.

Certains gisements allemands du début du Mindel renferment encore des restes d'*Homothérium* : Süssenborn, Voigstedt[1] par exemple : d'autres, comme Mosbach, du *Felis spelaea* et pas de Machairodontidés.

En Hongrie, le gisement de Gombaszög est mal daté, mais probablement aussi d'âge mindélien; il a livré quelques dents isolées d'un Félin que M. Kretzoi (1937-1938) a nommé *Felis leo gombaszögensis* et qui paraît avoir plus de rapports avec le Félin de l'Escale (*Jansofelis vaufreyi*) qu'avec *F. spelaea*.

En Autriche, Hundsheim a fourni des restes de *Machairodus*.

Plus tardif, le gisement de Mauer en Allemagne, a fourni une canine isolée (Rüger, 1928), un crâne avec P^4, et une carnassière supérieure isolée décrits par Würm (1912); par la suite W. Freudenberg (1914) a individualisé ces restes comme *Felis leo* var. *wurmi* à cause de la compression de la région temporale, ce qui réduit la capacité de la partie antérieure du crâne par rapport à celle des Lions actuels, et la forme un peu plus trapue de la carnassière supérieure.

Le grand Chat des cavernes paraît donc être une acquisition relativement récente et sa plus ancienne apparition, en Europe moyenne, paraît dater du gisement de Mosbach (Mindel II).

C. Origine

L'origine du grand Chat des cavernes n'est pas claire; certains auteurs, jusqu'à ces dernières années, voyaient son ancêtre dans le *Felis arvernensis* de Perrier. Depuis les travaux de S. Schaub (1949) et J. Viret (1954) on sait qu'ils n'ont aucune relation, le Félin du Quaternaire ancien appartenant au genre *Acinonyx*. Par contre, le Val d'Arno et Olivola auraient fourni selon S. Schaub (1949) les restes d'un Félin que l'auteur qualifie de « normal » et qu'il range dans une nouvelle espèce : *Felis toscana*. En 1913, Del Campana avait intégré à «*Léopardus arvernensis*» tous les restes de grands Félins d'Italie du Nord; en démontrant qu'il n'y a pas d'unité spécifique entre les Félins d'Auvergne et ceux du Val d'Arno, S. Schaub isole avec raison deux groupes sans relation, mais ne démontre pas du même coup que le *F. toscana* est l'ancêtre du *Felis spelaea*. En effet, les restes de *Felis toscana* proviennent de Le Ville dans le Val d'Arno supérieur, Santa Maria près d'Il Tasso, Sammezanno, Castelfranco et Olivola (Val di Magra); une fois de plus nous nous heurtons au problème stratigraphique du Val d'Arno et tout ce qu'il est possible de dire c'est que ces différentes localités ayant livré des restes plus ou moins abondants de *Canis*, il est vraisemblable qu'elles soient en partie d'âge Quaternaire moyen [2]. Il semble donc, de façon assez sûre, que l'origine du grand Chat des cavernes

1. A Voigstedt, il n'y a qu'une canine supérieure gauche fragmentaire et une phalange d'*Homotherium moravicum*, selon E. Thenius, 1965.

2. En plus, E. Schmid (1940) considère *Felis toscana* plus comme une forme de Panthère, que comme une forme archaïque de Lion.

Source : MNHN, Paris

doive être recherchée parmi les Félins du Pliocène ou du Quaternaire ancien d'Asie et qu'il s'agisse d'une espèce immigrée au début du Quaternaire moyen.

On ne peut actuellement que constater son apparition dans les niveaux mindéliens de Mosbach, son arrivée au Mindel-Riss seulement (Lunel-Viel) en Europe méridonale. Il persiste au Riss-Würm et au Würm pour disparaître avec la fin de la dernière prériode glaciaire.

D. Rapport avec les espèces actuelles

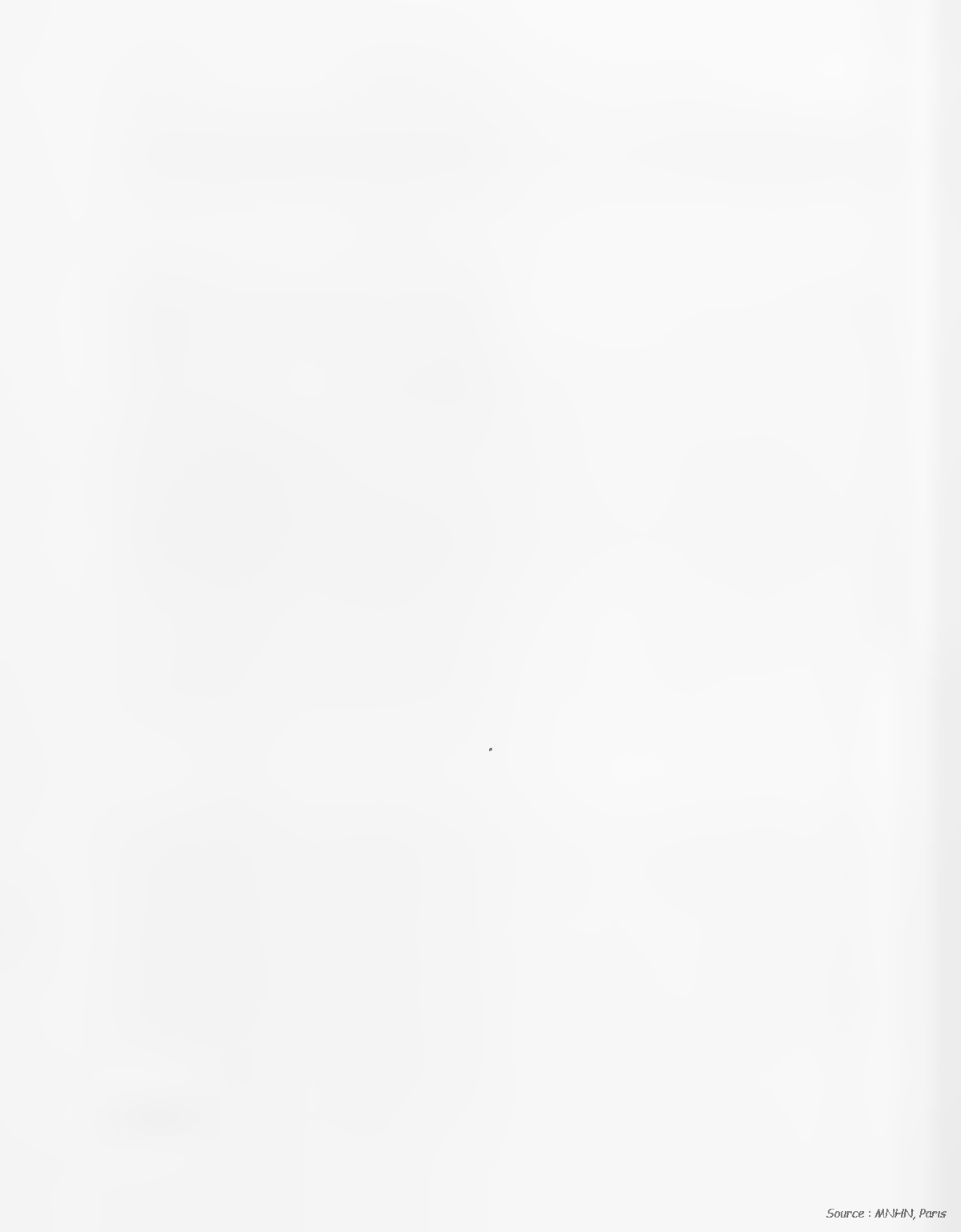
Depuis longtemps, on a discuté sur les affinité du grand Chat des cavernes avec le Lion d'une part, et le Tigre d'autre part. Il semble qu'à présent on ait définitivement abandonné l'idée qu'il ait une relation avec le Tigre, et de nombreux paléontologistes ne sont pas non plus convaincus de ses affinités avec le Lion actuel.

Effectivement le grand Chat des cavernes paraît sur certains points différent du Lion actuel, ce qu'avait malgré tout remarqué M. Boule; c'était d'ailleurs l'opinion émise par E. et H. Filhol (1871) d'après l'étude des restes de la caverne de l'Herm[1], opinion qui est reprise par F. E. Koby. D'après ce dernier auteur, il apparaît dans les gravures rupestres, à partir du Paléolithique supérieur (panneau des Combarelles), un type de Félin avec une crinière et une touffe de poils au bout de la queue, qui s'apparente mieux au Lion actuel et serait le descendant du grand *F. spelaea*.

Ce qui paraît évident, ainsi que le remarquait Stehlin, c'est que le crâne de Mauer est un des plus grands que l'on connaisse, que les restes squelettiques les plus récents atteignent avec peine la taille du Lion actuel (E. Harlé, 1894), et que ceux qui sont d'âge intermédiaire (début du Würm : grottes du Gardon, Rigabe en Provence) atteignent celle d'un Lion actuel de forte taille. Tout ceci tend à faire croire à une diminution de la taille tout au long du Quaternaire moyen et supérieur. Il reste malgré tout bien difficile, en partie à cause de sa rareté, d'affirmer que le grand Chat des cavernes ait réellement donné un descendant dans la faune actuelle.

1. « Nous pensons, en conséquence, qu'il n'y a pas lieu de confondre *F. spelaea* avec le Lion actuel et qu'il y a lieu de le considérer comme une espèce distincte », E. et H. Filhol, 1871, p. 116.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

FAMILLE DES *MUSTELIDAE*

I. GENRE *GULO* STORR, 1780

GULO GULO L. *SCHLOSSERI* Kormos

Tableaux 96, 97, 98.
Planche XXVI.

C'est la première fois que l'on décrit un crâne et des os longs de cette sous-espèce de glouton; tous ces restes proviennent de la grotte de l'Escale.

A. Description du matériel

1. *Crâne et dentition supérieure* (tabl. 96).

Le crâne de Glouton de la grotte de l'Escale (H-1298) est une pièce relativement en bon état; seule la partie supérieure a souffert, et la voûte crânienne est incomplète. Par rapport au Glouton actuel (*Gulo gulo*) on peut observer en *norma facialis* un même aplatissement dea frontaux mais un orifice des os nasaux moins important. Le volume général du crâne est plus réduit que celui du crâne de l'espèce actuelle.

La face inférieure est entièrement conservée et l'on ne peut pas observer de différence dana la région des bulles tympaniques; la cavité glénoïde est comme chez le Glouton actuel très allongée transversalement

TABLEAU 96. — *Crâne et dentition supérieure de* Gulo gulo schlosseri (*grotte de l'Escale*)

Mesures		L'Escale H-1298
Longueur totale du crâne		132,5
Largeur du palais prise entre les talons des carnassières		32,9
Longueur de la rangée dentaire (canine comprise)		49,5
Largeur antéro-postérieure de la canine		8,9
P^1	Longueur	3,2
	Largeur	3,2
P^2	Longueur	6,3
	Largeur	4,5
P^3	Longueur	9,0
	Largeur	5,5
P^4	Longueur	18,2
	Largeur (transversale au talon)	10,3
M^1	Longueur	6,0
	Largeur	13,2

Source : MNHN, Paris

avec deux rebords accentués l'un antéro-externe et l'autre postéro-interne. Le palais offre la même surface légèrement déprimée au centre et qui se relève lentement vers les deux rangées dentaires.

Les deux incisives latérales gauches sont conservées : la I^2 est mince, aplatie transversalement, accolée à la I^3 qui est plus forte et assez caniniforme. La canine est plus grêle sur le fossile que sur l'actuel et relativement moins haute. Aucun diastème ne sépare la canine de la P^1, unicuspide, accolée à la P^2, qui est étirée vers l'arrière. La P^3 est plus courte que sur les crânes actuels qui me servent de comparaison; son protocône est rejeté vers la partie antérieure de la dent et, comme sur la P^2, la partie postérieure de la dent est allongée. Sur *Gulo gulo* le protocône de P^3 est presque médian, et la partie postérieure de la dent vient s'encastrer entre le talon et le parastyle de la carnassière supérieure.

Sur le crâne de l'Escale, il existe au contraire un léger diastème entre la P^3 et la partie antérieure de la carnassière supérieure. Celle-ci est lourde et massive avec un talon qui se détache au niveau de la partie antérieure du protocône. Dans les deux cas, Glouton actuel et Glouton fossile, le parastyle est réduit à un simple bourrelet, mais la carnassière de l'animal actuel présente un léger gonflement du côté externe qui n'est même pas amorcé sur le crâne de l'Escale. Le métacône est court et épais, lisse sur la face labiale, et sans bourrelet visible : sur *Gulo gulo* actuel, il existe un léger cingulum discontinu, qui cerne le métacône de la carnassière sur sa face externe.

La M^1 enfin, est beaucoup plus allongée que sur les crânes actuels; le paracône et le métacône sont bas, alors que sur *Gulo gulo* actuel la tuberculeuse ne présente pratiquement plus de métacône. Le protocône est arrondi et le bourrelet basal est concentrique. Sur l'espèce actuelle, l'épaisseur transversale de la dent, mesurée au niveau du protocône, est plus importante (7,5 mm) que celle prise au niveau du métacône (6,2 mm); sur l'espèce fossile c'est le contraire, la seconde dimension (7,2 mm) dépasse la première (6,7 mm).

2. *Mandibule et dentition inférieure* (tabl. 97, fig. 74).

La couche H a livré quatre fragments de mandibule, dont un (H-7213) qui est presque complet : il ne manque que les incisives et la M_2 qui est cassée au niveau du collet. Sur H-2478, I_2 est conservée : elle est très aplatie longitudinalement. La canine est cassée à mi-hauteur mais on distingue très bien le gonflement au niveau du collet et des stries longitudinales un peu plus accentuées que sur le Glouton actuel.

Les prémolaires augmentent de taille de l'avant vers l'arrière. La P_1 est petite, coincée entre la P_2 et la canine; elle est déportée légèrement vers l'intérieur. La P_2 est plus grosse, son denticule principal est projeté vers l'avant; la P_3 est encore un peu plus large, elle a son grand axe orienté longitudinalement à la rangée dentaire alors que la P_1 et la P_2 ont leur grand axe oblique par rapport à l'os mandibulaire. P_4 est une dent allongée, sans gonflement particulier de sa partie postérieure alors que sur l'espèce actuelle la largeur postérieure dépasse de plus d'un millimètre celui de la partie antérieure de la dent. Sur le *Gulo schlosseri* de Püspükfürdo en Hongrie, cette différence est de 0,3 mm; à l'Escale elle est de 0,4 mm sur H-2478 (largeur antérieure : 5,7; largeur postérieure : 6,1 mm), de 0,3 mm sur H-934 (largeur antérieure : 5,6 mm, largeur postérieure : 5,9 mm), et de 0,3 mm sur H-7213 (largeur antérieure : 6,1 mm et largeur postérieure : 6,4 mm).

C'est surtout à cause de la différence entre la largeur antérieure et la largeur postérieure de la P_4 chez le fossile et chez l'espèce actuelle que Kormos a créé en 1914, l'espèce *G. schlosseri* : d'après cet auteur le développement moindre de la P_4 est un caractère essentiel. La carnassière inférieure présente une structure identique à celle de l'espèce actuelle : paraconide et proconide subégaux, talonide bas qui porte l'hypoconide presque médian; on peut cependant observer que le talonide de la carnassière inférieure de l'espèce récente est cerné par un bourrelet postérieur qui n'est pas visible sur les fossiles de l'Escale [1]. La M_2 n'est pas conservée mais, d'après sa section au collet, elle semble comparable à celle de l'espèce actuelle.

3. *Le squelette post-crânien* (fig. 75, tabl. 98).

a. Un *humérus* incomplet (H-7099), auquel manque la partie distale est assez frêle; l'insertion du deltoïde est beaucoup moins puissante que sur l'humérus de Glouton actuel et la tête proximale est moins élargie transversalement

b. Un *cubitus* complet (H-7377) et une extrémité distale isolée (H-3295) sont très proches de celui du Glouton actuel : même olécrâne court déporté vers l'extérieur, tronqué à l'oblique, même diaphyse large, creusée dans sa moitié antérieure d'une gouttière longitudinale, même replat sur la face externe de l'os dans sa partie distale.

1. D'après Stehlin (1933) certains exemplaires de Püspükfürdo possèdent un talon qui est plus développé que sur l'animal actuel, ce n'est pas le cas de H-7213.

Source : MNHN, Paris

c. Le *radius* (H-7260) est un peu moins large que l'actuel; il dénote un animal de taille un peu inférieure à celle de l'espèce actuelle. L'extrémité proximale est allongée transversalement, creusée en son centre, la diaphyse est de section arrondie sur sa face supérieure, plane sur la face inférieure; l'extrémité distale porte une apophyse styloïde courte.

d. Deux *tibias* sont de taille identique, mais l'un (H-7594) est plus robuste que l'autre. Les extrémités sont massives et élargies.

e. Je rapporte aussi au Glouton, un *calcanéum* (H-3075) est d'une taille proche de celui du *Canis etruscus* du même gisement mais on ne peut pas les confondre, car l'un (*Canis*) est comprimé transversalement, l'autre (*Gulo*)

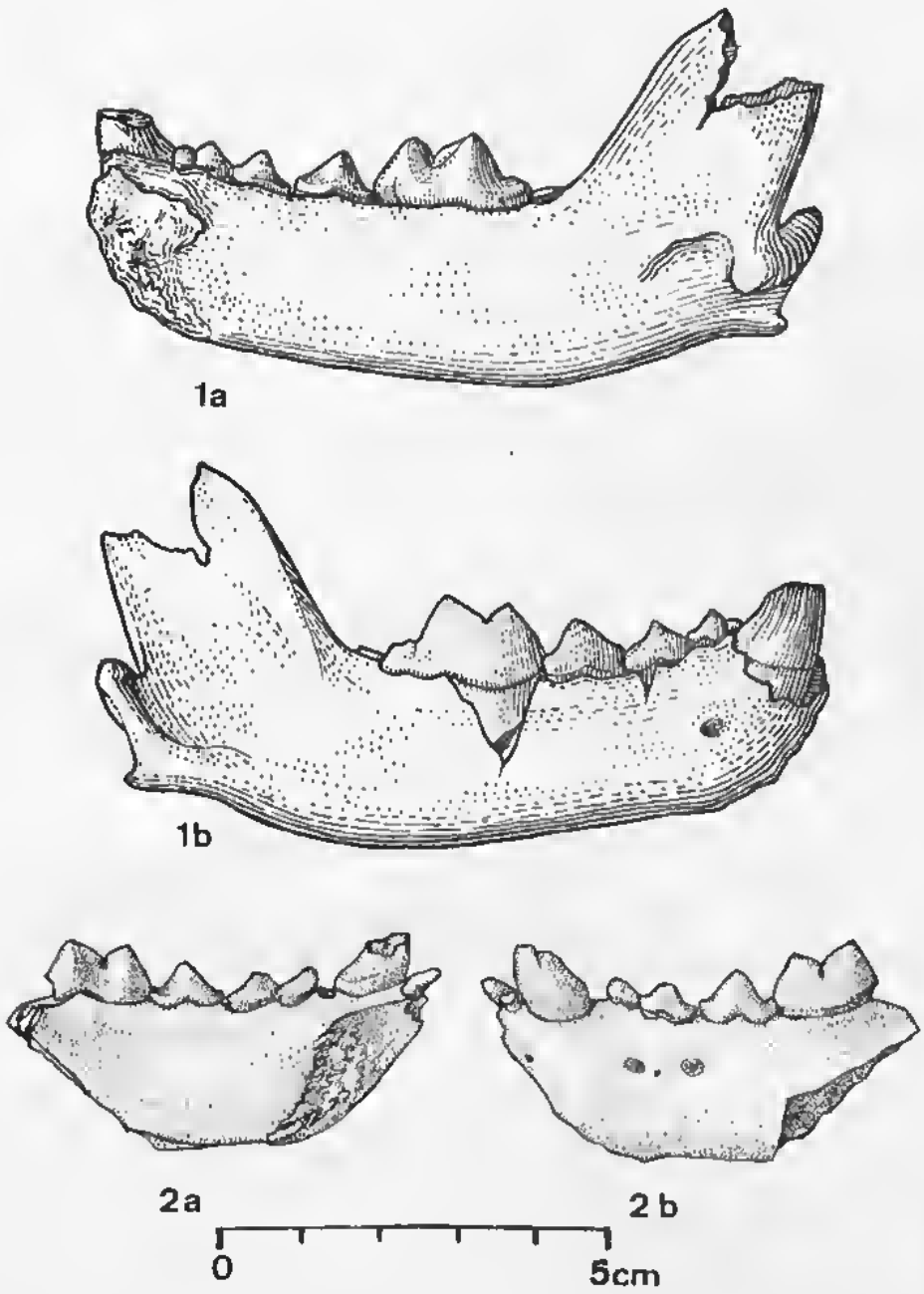


Fig. 74. — *Gulo gulo schlosseri*, grotte de l'Escale.

1. Demi-mandibule droite (H-7213). 1*a*. Face interne; 1*b*. Face externe.
2. Demi-mandibule gauche (H-2478) : 2*a*. Face interne; 2*b*. Face externe.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 97. — *Dentitions inférieures de* Gulo gulo schlosseri (*différents gisements d'Europe*)

Mesures	L'Escale				Püspökfürdo (KORMOS, 1914)					Mosbach (H. TOBIEN, 1957)	Forest-bed Mundesley (NEWTON, 1880)
	H-934	H-2478	H-3438	H-7213	n° 1	n° 2	n° 3 Gauche	n° 3 Droit	n° 4	n° 5	n° 1916/13	
Longueur totale de la mandibule	–	–	–	93,5	–	–	–	–	–	–	–	–
Longueur de la rangée dentaire (canine comprise)	–	–	–	59 env.	–	–	–	–	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule entre M_1 et M_2	–	–	–	23,1	17,6	20,4	23,0	22,6	–	–	–	–
Épaisseur au même endroit	–	–	–	7,5	7,1	8,7	7,7	7,8	–	–	–	–
Hauteur de la mandibule sous P_1	17 env.	18,5	–	21 env.	–	–	–	–	–	–	–	–
Longueur antéro/postérieure de la canine	–	8,9	–	10,2	–	–	–	–	–	–	–	–
Épaisseur de la canine	–	7,8	–	7,5	–	–	–	–	–	–	–	–
P_1 Longueur	–	–	–	3 env.	–	–	3,9	3,9	–	–	–	–
Largeur	–	–	–	3,8	–	–	3,4	3,4	–	–	–	–
P_2 Longueur	–	5,3	6,2	5,5	5,6	–	6,6	6,6	–	6,0	6,1	–
Largeur	–	3,9	4,1	4,5	3,6	–	4,2	4,2	–	4,0	4,0	–
P_3 Longueur	–	7,5	7,1	8,1	7,4	8,2	8,1	–	8,4	7,6	8,0	–
Largeur	–	4,9	4,2	5,5	5,1	5,6	5,3	–	5,4	5,0	5,4	–
P_4 Longueur	9,9	10,2	–	10,8	9,5	10,7	10,8	10,8	10,6	–	10,8	–
Largeur	6,0	6,3	–	6,4	5,5	6,6	6,3	6,3	6,1	–	6,7	–
M_1 Longueur	–	–	–	19,6	17,5	20,6	21,0	–	19,6	–	20,0	19,0
Largeur	–	8,0	–	8,9	7,6	8,6	8,7	–	7,8	–	8,8	7,6
M_2 Longueur	–	–	–	4,5	5,2	–	–	5,6	–	–	–	–
Largeur	–	–	–	3,7	4,2	–	–	4,6	–	–	–	–

Source : MNHN, Paris

Fig. 75. — *Gulo gulo schlosseri*, grotte de l'Escale.

1. Humérus droit (H-7099), profil.
2. Cubitus gauche (H-base-7377). 2*a* et 2*b*. profils.
3. Radius droit (H-7620) ; 3*a*. face supérieure; 3*b*. face inférieure.
4. Tibia gauche (H-7594), face supérieure.
5. Astragale gauche (H-3303), face antérieure.
6. Calcanéum droit, (H-3075), face antérieure.

Source : MNHN, Paris

au contraire est aplati antéro-postérieusement. Chez le Glouton, les facettes d'articulation avec l'astragale sont larges et la partie proximale est creusée par une profonde gouttière dans le sens antéro-postérieur.

Le calcanéum de *Gulo schlosseri* présente toutes les particularités du calcanéum de *Gulo gulo*, mais il est un peu moins gros.

f. Deux *astragales* (H-3303 et H-1020) se distinguent de l'astragale de *Canis etruscus* parce qu'ils ne présentent pas de creusement médian de la poulie, ceci est en relation avec la plantigradie du Glouton. La tête de l'astragale n'est pas dans l'axe de l'os mais fortement rejetée du côté externe. Comme pour le calcanéum, l'os est aplati antéro-postérieurement.

TABLEAU 98. — *Squelette de* Gulo gulo schlosseri (*grotte de l'Escale*)

Mesures	Gloutons fossiles Grotte de l'Escale		Glouton actuel Collection Régalia
Cubitus	H-7377		N° 243
Longueur totale	130,0	–	133,5
Hauteur de l'olécrâne	17,5	–	17,8
Largeur de l'extrêmité distale	15,2	–	14,2
Radius			N° 243
Longueur totale	107,5	–	110,3
Largeur de l'extrémité proximale	15,5	–	14,8
Largeur de l'extrémité distale	20,2	–	21,0
Largeur médiane	7,8	–	9,2
Tibia	H-7293	H-7594	N° 243
Longueur totale	131,2	129,5	134,2
Largeur de l'extrémité proximale	25,5	28,0	30,8
Largeur de l'extrémité distale	18,5	20,3	20,5
Largeur médiane	7,5	8,8	9,0
Calcanéum	H-3075		N° 417
Longueur totale	37,5	–	40,8
Largeur transversale maxima	19,5	–	21,5
Astragale	H-1020	H-3303	N° 417
Hauteur totale	22,1	24,3	26,9
Largeur prise transversalement à la poulie	11,5	12,9	12,5

B. Comparaisons

Il est facile de rapporter les restes de Glouton de l'Escale à *Gulo schlosseri* décrit par Kormos (1914) d'après des mandibules de Püspükfürdo (Hongrie). C'est un fossile relativement rare puisqu'il n'est actuellement connu que dans trois autres gisements d'Europe.

1. Les couches mindéliennes de *Mosbach* en Allemagne ont livré une demi-mandibule gauche qui porte P_2-M_1 et qui a été décrite par von Reichenau (1910) comme étant du Glouton actuel; cet élément a été figuré par W. Freudenberg en 1914 et étudié en détail en 1957 par H. Tobien qui l'a alors intégré à l'espèce *G. schlosseri*.

2. Le *Forest-Bed de Mundesley* en Angleterre a livré une carnassière inférieure décrite par Newton (1880) qui a été ramenée par Kormos à l'espèce *G. schlosseri* de Hongrie.

3. Le gisement de *Gombaszög*, en Hongrie, a livré trois fragments de mandibule, une canine supérieure et une canine inférieure que Kretzoi (1941) rapports à *G. schlosseri*.

4. Le matériel de la grotte de l'*Escale* agrandit l'aire de répartition de l'espèce et permet aussi, grâce aux os longs, de constater que *G. schlosseri*, contrairement à ce que pensait M. Kretzoi, n'est pas plus massif

Source : MNHN, Paris

dans ses proportions que l'espèce actuelle mais qu'il devait être assez comparable à celle-ci bien que de taille légèrement inférieure.

Cette séparation spécifique entre l'animal du Quaternaire moyen et celui de l'époque actuelle est basée sur peu de raisons mais, comme Kormos et Stehlin l'ont fait remarquer, il s'agit de différences qui marquent un degré de spécialisation moins avancé sur *G. schlosseri* que sur *G. gulo*. On peut néanmoins se demander si l'opinion de Hilzheimer (1936), qui n'accorde qu'une valeur sous-spécifique à l'appelation de Kormos, n'est pas plus proche de la vérité; l'apport de nouveau matériel démontre le peu de différence entre les deux formes, il est donc plus raisonnable de classer les fossiles du Quaternaire moyen comme *Gulo gulo* ssp. *schlosseri*.

L'intérêt écologique des restes de Glouton de l'Escale est de démontrer que, contrairement à ce que pensait T. Kormos, le Glouton était déjà, au Quaternaire moyen, un animal adapté au climat froid. Son apparition au Mindel, en Europe, est liée à une période à climat rigoureux; le passage de *Gulo gulo schlosseri* à *Gulo gulo spelaeus* s'est effectué après la glaciation de Mindel, mais à une période où il était déjà adapté à un climat froid. Ce n'est donc pas au cours de la glaciation de Riss, comme le pensait Stehlin, que cette adaptation s'est effectuée.

C. Origine

1. *Glouton pliocène de France.*

Stehlin pouvait écrire, en 1933, que « l'étape Pliocène du phylum reste encore à découvrir, mais on peut reconstituer théoriquement sa dentition en prenant la moyenne entre celle de *Gulo schlosseri* et celle de *Plesiogulo* ». Il n'est actuellement plus nécessaire d'imaginer le Glouton Pliocène. J. Viret (1939) a décrit un *Plesiogulo monspessulanus*, qui provient des niveaux Pliocènes du Roussillon. Il s'agit d'un fragment de branche droite de mandibule qui est caractérisée par une spécialisation moindre que celle du genre *Gulo*.

Les prémolaires P_3 et P_4 sont plus tranchantes et plus hautes, la carnassière peu épaisse mais très allongée, possède un talon très développé avec une tubercule externe robuste. Elle n'a pas de métaconide, ce qui la distingue de celle de *Pl. brachygnathus* du Pontien de Chine. D'après J. Viret, il est probable que « le rameau serait venu d'Asie en Europe au début du Pliocène ». C'est une espèce encore adaptée à un climat tempéré et même chaud. Contrairement à ce que pensait Stehlin, il ne s'agit pas d'un intermédiaire entre *Plesiogulo* et *Gulo* mais d'un *Plesiogulo* « plus près de *Pl. brachygnathus* que des *Gulo* Quaternaires et actuels ».

Pour J. Viret, *Plesiogulo monspessulanus* est l'ancêtre de *Gulo gulo schlosseri*. Mais lorsque l'on voit des éléments de *Gulo gulo schlosseri* cela devient peu vraisemblable; en effet, il ne suffit pas d'admettre « que le rameau avait déjà atteint son maximum de taille au Pliocène » comme le pense J. Viret, il faudrait plutôt admettre une réduction de taille entre le Pliocène et le Quaternaire moyen, suivie d'une augmentation. La carnassière de *Plesiogulo monspessulanus* qui mesure 28 mm n'a pas pu donner celle de *Gulo gulo schlosseri* de l'Escale (19,6 mm) pour ensuite augmenter de taille chez *Gulo gulo* (20 - 21 mm); d'autre part, et ceci est plus important, comment pourrait-on expliquer une réduction de la longueur de la rangée dentaire qui est de 66 - 67 mm chez *Pl. monspessulanus* et de 49 - 50 mm chez *Gulo gulo schlosseri* de l'Escale?

2. *Glouton du Pontien de Chine.*

Il vaut mieux rechercher plus loin l'ascendance de *Gulo gulo schlosseri*. Déjà pour Stehlin une autre possibilité s'offrait; Kadic et Kretzoi (1925-1927) avaient décrit un petit *Plesiogulo* qui « pourrait être plus voisin encore de la vraie lignée des Gloutons que ne l'est celle de Chine »[1]; il en est de même pour celle du Glouton de Montpellier. Pour P. Teilhard de Chardin (1945) le Glouton moderne ne serait qu'une branche survivante, isolée et différenciée « parmi les nombreuses espèces Pontiennes de Chine ». Bien que groupées sous le nom de *Pl. brachygnathus* l'auteur note trois étapes de différenciation morphologique qu'il ne peut pas classer chronologiquement car les échantillons ne sont pas datés avec précision : une forme *major* (de très forte taille) et une forme *crassa* (à prémolaires supérieures courtes et épaisses, implantées transversalement au bord alvéolaire) qui paraissent ne pas avoir de relation avec *G. schlosseri*, à cause de leurs caractères propres; une forme *minor* à prémolaires minces et à canine inférieure faiblement plissée sur sa face inférieure et dont les mesures permettent de penser qu'elle a pu donner le *Gulo gulo schlosseri* du Quaternaire moyen[2].

1. On ne connaissait à cette époque qu'un seul type de *Plesiogulo* en Chine.
2. Mesures de *Pl. brachygnathus*, forme *minor* :

   Longueur canine - M_1 : 52 mm.
   Longueur canine - M_2 : 65 mm.
   Longueur P^4 : 17 mm.
   Longueur M_1 : 19 mm.

Source : MNHN, Paris

En réalité, il semble qu'il se soit passé, pour les Gloutons, ce qui est advenu pour d'autres Carnivores. Les accès de froid de la fin du Pliocène ou du début du Quaternaire ancien [1] ayant entraîné la disparition des *Plesiogulo* du Pliocène, de grande taille, c'est un Guloniné de taille plus réduite qui, ayant le champ libre et plus de possibilités adaptatives, a envahi l'Europe. Pour survivre, il a d'abord supporté le froid, puis, l'adaptation jouant, il est devenu un élément habituel des faunes des régions à climat froid.

GULO GULO L. *SPELAEUS* Goldfuss

En Europe, le Glouton est actuellement confiné dans les forêts nordiques de Scandinavie et de Russie.

A. Répartition du Glouton fossile en France

Au Quaternaire supérieur, il accompagne les animaux caractéristiques des climats froids comme le Renne; il a envahi l'Europe jusqu'aux grottes de Lherm en Ariège et la Vallescure en Vaucluse, qui sont actuellement les gisements les plus méridionaux où l'on ait recueilli ses restes [2].

La majorité des gisements qui ont fourni du Glouton sont contemporains des industries magdaléniennes, solutréennes et aurignaciennes, c'est-à-dire du stade glaciaire würmien le plus froid, le Würm III.

C'est ainsi que l'on a reconnu sa présence en France à Châteauneuf-sur-Charente (Stehlin, 1933) aux grottes de l'Herm, Ariège (M. Boule, 1891), à Villereversure, Ain [3] et à Santenay, Côte-d'Or (E. Chantre, 1901), dans les foyers inférieurs de Solutré, Saône-et-Loire (F. Bourdier, 1962), à Fouvent, Haute-Saône (P. Gervais, 1870), à la grotte des Trois-Frères, Ariège (Begouen et Koby, 1951), etc., pour ne citer que les gisements les plus connus.

B. Répartition du Glouton fossile dans le Sud-Est de la France

Comme cette région est climatiquement favorisée, il n'y a donc rien d'étonnant à constater que c'est un fossile très rare (maintes fois, on a pu voir que les éléments des faunes froides, comme le Renne, ne s'étaient pas répandus en Provence). Trois gisements seulement ont donné des restes de Glouton : le gisement de la Vallescure (S. Gagnière et L. Germand, 1934), la grotte des Cèdres (R. P. Charles, 1952) et la grotte de l'Adaouste (S. Gagnière, 1959) [4].

1. *La grotte de la Vallescure* est située dans le Vaucluse aux environs de Saumane; elle a fourni une faune abondante trouvée au fond d'un puits creusé pour l'exploitation des phospbates. Les restes de Glouton ont été retrouvés en place dans une galerie latérale et seraient peut-être contemporains du Moustérien froid; il s'agit de deux demi-mandibules qui proviennent sans doute du même individu et portent les P_2, P_3, P_4, M_1 gauches, P_4 et M_1 droites [5], un fragment de mâchoire inférieure droite de plus forte taille avec P_2, trois parties de branches horizontales, un fragment de maxillaire supérieur droit avec P^2, P^3 et P^4 et deux humérus droits incomplets : l'un mesure 28 mm de largeur à l'extrémité distale (n° 60). Ceci représente les restes d'au moins trois individus. Ces restes ont été trouvés avec : *Canis lupus, Canis vulpes, Ursus spelaeus, Hyaena crocuta spelaea, Felis spelaea, Lynx pardina spelaea, Felis sylvestris, Arctomys marmotta, Cervus elaphus* et *Capra ibex* (S. Gagnière, 1959).

2. *La grotte des Cèdres* est située dans le massif de la Sainte-Baume (Var); le sondage I a fourni selon R. P. Charles (1952) une P_3 gauche qu'il rapporte sans certitude absolue au Glouton; l'ensemble de la faune avec *Apodemus sylvaticus, Oryctolagus cuniculus, Lepus variabilis, Ursus arctos, Canis lupus, Lynx pardina spelaea, Lutra lutra,*

1. On ne connaît pas actuellement de Gloutons dans les faunes du Quaternaire ancien.
2. En réalité, les travaux très récents (1967) de J. Altunes montrent que le Glouton aurait atteint l'Espagne.
3. Le matériel relativement abondant de Villereversure vient d'être repris dans une excellente étude de R. Martin (*Documents Labo. Geol. Fac. Sci. Lyon*, n° 21, 1967).
4. Les grottes de Grimaldi auraient aussi fourni du Glouton mais les fouilles du Chanoine de Villeneuve n'en ont pas donné et l'on ignore le niveau dont provient la demi-mandibule trouvée par Rivière qui est, d'après M. Boule, très robuste. Quant aux os de Glouton, signalés en Ardèche par M. de Serres ce ne seraient que du Blaireau, selon P. Gervais (1870).
5. La longueur totale de la mandibule n° 56 mesure 103 mm, la hauteur de la mandibule sous M_1 est de 24 mm, sous P_4 de 22 mm et 26 mm sur la mandibule n° 57. La longueur de M_1 est de 22 mm et celle de P_4 de 13 mm sur la mandibule n° 56, elle est de 15 mm sur la mandibule n° 57.

Source : MNHN, Paris

Bos taurus, Ovibos moschatus, Ovis aries, Capra aegagrus, Capra ibex, (?) *Hemitragus jemlahicus,* dénote là aussi un climat froid « analogue au régime actuel des toundras ». Le remplissage de la grotte des Cèdres n'est pas daté de façon certaine.

3. *La grotte de l'Adaouste,* dans les Bouches-du-Rhône, domine la vallée de la Durance : elle a fourni des industries magdaléniennes (S. Gagnière, 1952) et une faune froide à Marmotte, Renard bleu et Lièvre variable (R. P. Charles, 1952) qui serait associée à des restes de Glouton selon S. Gagnière (1959).

C. Rapport avec l'espèce actuelle

Selon Goldfuss, le Glouton quaternaire méritait une individualité spécifique et il l'avait nommé *Gulo spelaeus.* Selon M. Boule (1894) c'est « à tort que Goldfuss en a fait une espèce particulière... ». Il est effectif que le seul caractère qui paraissait différencier le Glouton fossile würmien du Glouton actuel est la taille; or, ceci ne résiste pas à l'examen d'une plus grande quantité de matériel; à Cotencher, Stehlin note que « le Glouton se comporte comme l'espèce actuelle...—» et que ses dimensions « se tiennent dans les limites de la variation de l'espèce *Gulo gulo* ». Ce n'est pas le matériel du Sud-Est, vu sa pauvreté, qui donnera des éléments supplémentaires de discussion. Actuellement, la plupart des auteurs emploient la nomenclature trinominale *G. gulo spelaeus,* estimant, malgré tout, qu'il est nécessaire de distinguer les formes fossiles des animaux actuels, ne serait-ce que parce qu'elles sont moins connues.

II. GENRE *MARTES* PINEL, 1792

De façon générale, c'est un fossile rare, lié de préférence à un milieu forestier.

Dans le Sud-Est, la Martre est seulement signalée par E. Dumas à la grotte de Mialet dans la vallée du Gardon, mais M. Paulus remarque que cet élément ne fait plus partie des collections du Musée de Nîmes.

Les restes trouvés en Europe, au Quaternaire moyen, sont très difficilement déterminables; par exemple, à Voigstedt, un fragment de cubitus est rapporté par E. Thenius (1965) à *Martes* cf. *martes;* à Erpfingen, F. Heller (1958) a trouvé une canine inférieure de Mustélidé de forte taille qu'il désigne par *Martes* sp.

L'origine des deux espèces actuelles *M. martes* et *M. foina* est donc mal connue, bien qu'il existe, tant au Pontien qu'au Pliocène, de nombreuses espèces de Martres.

Peut-être, faut-il voir à la suite de P. Teilhard de Chardin (1945) dans *Martes Zdanskyi,* du Pliocène de Chine « une forme très voisine des Martres actuelles puisqu'elle n'en diffère que par des nuances dentaires (parastyle de M_1 plus fort) ».

III. GENRE *MUSTELA* L.

Tableaux 99 et 100.
Planches XXVII.

La présence de petits Mustélidés au Quaternaire moyen a déjà fait l'objet de travaux de la part des auteurs hongrois et germaniques; nous allons essayer de replacer, par rapport aux autres gisements, les éléments trouvés dans le Sud-Est de la France.

MUSTELA PALERMINEA Petenyi, 1864

A. Matériel de la grotte de l'Escale

Un crâne incomplet et des mandibules ont été trouvés très localisés dans le niveau H, cailloutis rouges, dont la rubéfaction est liée à un léger réchauffement climatique.

A ce matériel, on peut joindre un humérus complet (H-7569) qui mesure 27,2 mm de longueur totale, 5,4 mm de largeur à l'extrémité proximale et 6,3 mm à l'extrémité distale

Tous ces restes proviennent de jeunes adultes.

Source : MNHN, Paris

1. *Crâne et dentition supérieure* (tabl. 99, pl. XXVII).

Le crâne (H-7616) est fragmentaire. La dentition supérieure est incomplète : seules les prémolaires et les molaires sont conservées. P^2 accolée à l'alvéole de la canine est formée d'un seul denticule couché vers l'avant; elle est suivie de la P^3 qui porte le denticule principal en position médiane; de plus petite taille que les prémolaires de *M. erminea* et *M. nivalis* actuelle, ces deux prémolaires sont aussi d'aspect plus tranchant. La carnassière supérieure se compose d'un parastyle très bas, réduit à l'état de cingulum, au protocône tranchant et haut, suivi du métacône allongé; sur sa face interne, un cingulum peu développé entoure le collet de la partie arrière de la dent. Le talon se détache vers l'avant, ce qui crée une échancrure à la partie antérieure de la carnassière, échancrure dans laquelle vient se loger la P^3. La tuberculeuse très développée transversalement se compose d'un paracône et d'un métacône confluents et, reliés à ceux-ci par un isthme étroit, un protocône cerné par un fort bourrelet basal. Il s'agit là d'une dentition supérieure très caractéristique du genre *Mustela*.

TABLEAU 99. — *Dents supérieures d'Hermine*

Mesures	Hermine fossile Grotte de l'Escale H-7616	Hermine actuelle Collection Régalia, n° 267
Longueur de la carnassière	4,1	4,9
Largeur antérieure de la carnassière	2,2	2,0
Largeur postérieure de la carnassière	1,8	1,8
P^2 Longueur	1,4	1,6
Largeur	0,9	0,9
P^3 Longueur	2,2	–
Largeur	1,1	–
M^1 Longueur	3,2	3,5
Largeur transversale au protocône	1,7	1,5

2. *Mandibule et dentition inférieure* (tabl. 100, pl. XXVII).

Une mandibule complète trouvée en association avec le crâne ci-dessus (H-7615) et une seconde mandibule complète (H-7614) ont été recueillies à l'Escale.

La canine est robuste, haute, fortement arquée vers l'arrière. La P_2 est petite, basse, à pointe émoussée et couchée vers l'avant, sa cuspide médiane est déplacée vers la partie antérieure de la dent, comme la P_3. La P_4 est de forme triangulaire, avec un denticule antérieur faible, une pointe centrale médiane et pas de denticule postérieur; elle conserve une largeur identique de l'arrière vers l'avant. Ces trois prémolaires sont de taille et de volume inférieurs à celles de la Belette et de l'Hermine actuelles. La carnassière inférieure est allongée longitudinalement avec un paraconide moins haut que le protoconide et un talonide bas qui ne porte qu'une seule pointe médiane. Il n'y a pas trace de métaconide. Aucune des trois mandibules ne porte la M_2, mais, d'après la taille de l'alvéole, elle devait être uniradiculée et plutôt petite.

Dans tous les cas, lorsque la branche montante est conservée, elle est haute, triangulaire et porte une fosse massétérienne profonde à bords bien découpés, qui vient se terminer sous le talonide de la carnassière inférieure.

B. Matériel des grottes de Lunel-Viel

Ce gisement a fourni une demi-mandibule droite (10-3137) de Mustelidé de petite taille, qui porte P_2, P_3, P_4, M_1 et M_2. A l'étude, cet élément se groupe facilement au point de vue morphologique et métrique avec les restes plus abondants et mieux caractérisés de la grotte de l'Escale.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 100. — *Mandibules d'Hermines du Quaternaire moyen*

Mesures	*Mustela palerminea*						*M. praeglacialis*	*M. erminea*
	Grotte de l'Escale			Lunel-Viel 10-3137	Hongrie (Kormos, 1934)	Allemagne Erpfingen (F. HELLER, 1958)	Hongrie (Kormos, 1934)	actuelle, Coll. Regalia. N° 267
	H. c. rouge 7614	H. c. rouge 7615	H. c. rouge 7616					
Mandibule								
P_2 Longueur	–	1,5	1,5	1,4	1,7–1,9	1,6	2,0–2,1	1,5
Largeur	–	1,0	1,1	1 env.	1,0–1,1	1,0	1,1–1,2	1,0
P_3 Longueur	–	2,2	2,1	–	2,0–2,4	2,2	2,4	2,1
Largeur	–	1,3	1,2	–	1,1–1,3	1,2	1,4–1,5	1,3
P_4 Largeur antérieure	1,1	1,1	1,2	1,2	1,1–1,4	1,1–1,2	1,5	1,1
Largeur postérieure	1,3	1,4	1,4	1,6	1,1–1,5	1,4	1,8–1,9	1,9
Longueur	2,8	2,8	2,4	2,7	2,0–2,8	2,7	2,9–3,0	2,6
M_1 Longueur	4,9	4,8	4,7	5,0	4,4–5,5	5,3–4,6	5,5–6,0	5,1
Largeur antérieure	1,7	1,7	1,7	1,4	1,4–1,7	1,5–1,3	1,9	1,5
Largeur postérieure	1,2	1,3	1,1	1,3	1,4–1,8	1,8–1,3	1,6	1,8
M_2 Longueur	–	–	–	1,0	1,0–1,6	1,2–1,0	1,6	–
Largeur	–	–	–	1,1	1,2–1,4	1,2–1,0	1,5	–
Hauteur de la mandibule sous M_1 (côté intérieur)	3,7	3,9	4,1	3,7	–	4,2–2,9	–	3,4
Épaisseur au même endroit	2,4	2,1	2,3	2,2	–	2,2–1,5	–	2,0
Diamètre antéro-postérieur de la canine	–	2,4	2,2	–	–	1,6 –	–	2,4

Source : MNHN, Paris

C. Comparaisons

Les premières études faites sur les Mustélidés fossiles quaternaires sont dues à un Hongrois, Petenyi (1864); elles ont été suivies par celles de Kormos (1914-1934) et de Kretzoi (1938-1941), toujours sur les faunes de Hongrie et de F. Heller (1930-1958) en Allemagne.

En 1930, F. Heller s'est efforcé, grâce au matériel de Sackdilling, de séparer *Mustela palerminea* décrite par Petenyi et *Mustela putorius praeglacialis* décrite par Kormos; mais une étude postérieure, due à Kormos, intègre *M. praeglacialis* au rang de sous-espèce de *Mustela palerminea*, à laquelle l'auteur donne seule une valeur spécifique. Il remarque, en outre, que le développement de la partie postérieure de la P_4 est de plus en plus important chez *Mustela palerminea*, puis chez *M. praeglacialis*, enfin chez *M. erminea*. Cette lignée apparaît valable car, selon Kretzoi (1941), il semble que *M. palerminea* soit plutôt localisée dans les niveaux inférieurs et *M. praeglacialis*, qui est de taille plus forte, dans les niveaux plus récents.

Ce dernier auteur complète la diagnose et pour lui *M. palerminea* se distingue de *M. erminea* par la présence d'une P_2 plus longue, d'une P_4 peu élargie dans sa partie postérieure, et d'une M_2 plus longue. Ceci permet de déterminer les restes de l'Escale et ceux de Lunel-Viel comme appartenant à *M. palerminea* Petenyi.

Il faut noter cependant que la taille de la P_2 des mandibules du Sud-Est de la France est inférieure de 0,1 à 0,2 mm à celles de Hongrie et d'Allemagne. Je ne pense cependant pas qu'il faille tenir compte de cette différence métrique qui est relativement peu importante, car tous les autres éléments concordent avec la diagnose d'une part, et avec les données métriques d'autre part.

D. Paléobiologie

Au point de vue écologique, la présence d'une Hermine dans les niveaux froids de la grotte de l'Escale ne fait que compléter logiquement le tableau de la faune de Carnivores mindéliens que nous sommes en train de dresser. On sait, en effet, qu'actuellement l'Hermine est répandue en Europe depuis l'Océan arctique jusqu'aux Pyrénées et aux Alpes et depuis la Grande-Bretagne jusqu'à l'Asie, mais elle paraît avoir une nette préférence pour les zones froides ou fraîches comme pour les points élevés en altitude. Elle évite surtout les contrées à climat tempéré et chaud, et l'on peut constater que cette préférence date au moins du Quaternaire moyen. La demi-mandibule de Lunel-Viel tend à montrer que l'Hermine a persisté jusqu'au Mindel-Riss, sous la même forme archaïque et que l'on ne la rencontre, sous sa forme actuelle, tout au moins dans le Midi de la France, qu'au Quaternaire supérieur.

MUSTELA ERMINEA L.

Il est impossible de dresser une carte de répartition de l'Hermine au Quaternaire supérieur: la plupart du temps, les anciens auteurs n'ont pas pris la peine de ramasser ces restes de très petite taille, difficiles à conserver et à étudier. Il est cependant probable qu'à l'avenir on en trouvera quelques restes dans la plupart des gisements rissiens et würmiens.

MUSTELA NIVALIS L.

La Belette est rare dans le Midi de la France et je n'ai trouvé sa présence signalée qu'à la Baume-Longue, dans la vallée du Gardon.

Les gisements du Quaternaire moyen de Hongrie et d'Allemagne ont jusqu'à présent donné une espèce de plus petite taille que l'espèce actuelle, et même plus petite que *M. palerminea*, que Kormos a nommé *M. praenivalis*. Elle se distingue de la Belette actuelle (*M. nivalis*) par une fosse massetérienne à bord antérieur arrondi, un condyle plus long, un corps mandibulaire plus haut, plus massif et plus épais, une M_1 un peu plus forte (3,4-4,0 mm de longueur) [Heller, 1958]. Je n'ai pas encore trouvé de restes susceptibles d'être rapportés à cette dernière espèce.

Source : MNHN, Paris

MUSTELA PUTORIUS L.[1]

Au Quaternaire supérieur, on a trouvé du Putois ordinaire dans la grotte de Pondres, à la Baume-Longue et à la Balauzière [2].

Je n'ai pas rencontré de restes de Putois dans le Quarternaire moyen du Sud-Est de la France; mais en Hongrie, Kormos (1932) a décrit un *Putorius stromeri* d'après des éléments provenant du gisement de Beremend; il se distingue du Putois des steppes par un talonide plus réduit à la carnassière inférieure. A Voigstedt, en Allemagne, E. Thenius (1950) décrit un Putois des steppes atypique qui se tient morphologiquement entre le Putois des steppes et le *P. aff. stromeri* d'Hundsheim.

Il arrive que l'on rencontre en France, à l'état fossile, des restes de Putois des steppes (*M. putorius eversmanni* Lesson) à côté du Putois ordinaire; il est signalé par E. Harlé (1912) à l'abri Mège; cette espèce est actuellement localisée dans les régions steppiques de Russie.

L'origine Pliocène du Putois, comme celle de la Belette et de l'Hermine, n'est actuellement pas connue. Le « *Proputorius olivolanus* » Martelli, du gisement villafranchien d'Olivola, a en effet été rapporté par S. Schaub (1949) et J. Viret (1954) au genre *Eunhydrictis* (*E. ardea*).

Le genre *Mustela* est fort ancien, mais il est difficile de savoir qu'elle est l'espèce qu'il est possible de considérer comme l'ancêtre des espèces Quaternaires; on ne peut que constater son apparition dans les gisements d'âge Quaternaire moyen, sous des formes, nous venons de le voir, relativement proches de l'actuelle. Le même phénomène se produit en Chine, où dès le Villafranchien, P. Teilhard de Chardin (1945) observe l'apparition des Putois et des Belettes sous des formes « si voisines déjà de ce qu'elles sont maintenant qu'il a fallu renoncer le plus souvent à les désigner par une dénomination nouvelle ».

IV. GENRE *LUTRA* BRISSON, 1762

Ce sont des fossiles rares dans le Sud-Est de la France.

LUTRA sp.

A. Gisement de Lunel-Viel

La couche 4 a fourni une carnassière isolée (4-4465) qui mesure 12,8 mm de longueur (fig. 76), la largeur est de 6,8 mm ce qui entre dans les variations métriques observées, sur la Loutre actuelle, par Miller : 12,0 mm — 14,8 mm × 6,0 mm — 8,2 mm.

Cependant, en étudiant le rapport de volume des différentes cuspides, on peut voir que le trigonide est presque aussi haut que le protoconide, qui est plus massif que chez l'espèce actuelle; le métaconide est fort et développé : c'est à dire que la largeur transversale de la dent, mesurée au niveau du métaconide, est franchement supérieure à celle que l'on peut observer sur la Loutre actuelle. Le talonide est bien conservé : il montre un hypoconide et un endoconide bas, un hypoconulide à peine discernable. Le cingulum de la base du paraconide ne se prolonge par sur la face interne de celui-ci.

B. Comparaisons

On connait trois espèces de Loutre au Quaternaire ancien. La plus ancienne est *Lutra bravardi* qui est représentée par un maxillaire supérieur du gisement de Perrier (Pliocène supérieur ou début du Quaternaire); elle se caractérise par une taille sensiblement plus grande que celle de la Loutre actuelle, ce qui ne paraît pas être le cas du fossile de Lunel-Viel.

A Villaroya, en Espagne, Villalta décrit une nouvelle espèce (*Lutra sinerizi*) qui paraît se distinguer assez facilement de la Loutre de Lunel-Viel à cause de la robustesse de la carnassière inférieure (15,1 mm de longueur) à métaconide très réduit.

1. Parfois considéré comme un genre distinct du genre *Mustela*.

2. Dans ce dernier gisement, M. Paulus décrit une demi-mandibule gauche de forte taille dont les mesures seraient plus en accord avec le genre *Martes*.

Source : MNHN, Paris

La plupart des gisements classiques du Quaternaire moyen allemand comme Mosbach, Süssenborn, et en Hongrie Villany 5 (Kretzoi, 1956), ont fourni des restes rares de Loutre rapportés à *Lutra* sp. Mais à Voigstedt et à Hundsheim, la Loutre mindélienne est *Lutra simplicidens* Thenius, 1965; comme son nom spécifique l'indique, elle se caractérise par une M_1 à structure simple, avec un talonide court et plat à paroi externe formé par l'hypoconide, et un trigonide puissant qui porte un métaconide plus développé que sur *Lutra lutra;* excepté la particulière simplicité du talonide, ceci paraît être la principale carsctéristique de la dent de Lunel-Viel.

Je préfère cependant rapporter la carnassière de Lunel-Viel, à *Lutra* sp., réservant pour plus tard l'attribution sûre d'un nom spécifique, si les fouilles en cours apportent de nouveaux documents.

LUTRA LUTRA L.

Dans le Sud-Est de la France on a reconnu sa présence dans quelques gisements pleistocènes, tels que : la Salpêtrière (M. Paulus, 1947), aux grottes de Grimaldi (M. Boule, 1907) et à la grotte des Cèdres (R.P. Charles, 1952) [1].

V. GENRE *MELES* BRISSON, 1762

MELES sp.

A la grotte de l'Escale, les restes de Blaireaux, qui ne sont pas très nombreux, proviennent tous de la couche H.

A. Les dents

Un fragment de demi-mandibule droite qui porte la carnassière inférieure et la M_2, très usées, est le seul élément relatif à la dentition que le gisement ait fourni.

Sur la M_1, on distingue l'emplacement du trigonide (7,9 mm de longueur sur le bord externe) qui est plus élevé que le talonide (10 mm environ de longueur), le protoconide et le métaconide sont plus élevés que le paraconide. Sur le talonide, on distingue encore l'hypoconide et l'hypoconulide sur le bord interne. La M_2 est presque ronde, mais elle a un bord antérieur rectiligne qui vient s'appliquer sur le bord postérieur du talonide de la M_1. Étant donné le degré d'usure très avancé, il est impossible de savoir qu'elle était la conformation de la dent à l'origine.

B. Le squelette

Les restes squelettiques sont pauvres : une extrémité distale d'humérus dénote un animal comparable à l'actuel : 31 mm de largeur distale sur H. 6491 et 31 mm sur le Blaireau actuel (Coll. Reg. n° 15), mais les insertions musculaires sont plus nettes sur l'humérus fossile; une extrémité proximale de cubitus H-6494 est plus épaisse que les éléments actuels que j'ai à ma disposition; l'olécrâne meaure 16 mm de hauteur médiane sur le fossile et 13,9 mm sur le cubitus de Blaireau actuel.

L'extrémité proximale de radius est aussi plus forte : son plus grand diamètre atteint 13,5 mm sur H-6496 et seulement 12,5 mm sur l'actuel.

Une extrémité distale de fémur, lourde et épaisse, mesure 24,2 mm de largeur et seulement 23 mm sur l'actuel. Enfin, un cinquième métscarpien droit (H-6495) mesure 28,4 mm de longueur.

Il est probable que ces restes qui ont été trouvés très localisés dans la couche H, proviennent d'un seul individu. Ils ne permettent pas, en tous cas, une détermination spécifique; les dents sont très usées, et il

1. Mesures des dents de la mandibule de Loutre de la Salpêtrière (d'après M. Paulus) :
   Longueur P_1 : 4,6;
   Longueur P_2 : 5,5;
   Longueur P_3 : 7,5;
   Longueur M_1 : 12,5;
   Largeur M_1 : 6,0;
   Hauteur de la branche montante sous la carnassière inférieure : 12,0.

Source : MNHN, Paris

manque toutes les prémolaires dont, nous le verrons plus loin, il est indispensable de connaître le développement. Par rapport au matériel de la grotte de Lunel-Viel, on peut constater que la M_2 est proportionnellement plus développée.

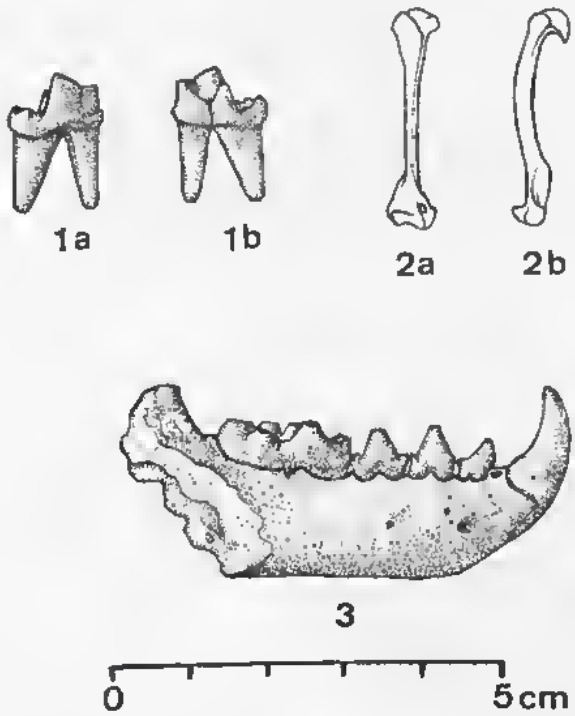


Fig. 76. — Mustelidés.

1. *Lutra* sp., grotte de Lunel-Viel. Carnassière inférieure droite (4-465) : 1*a*. face externe; 1*b*. face interne.
2. *Mustela palerminea*, grotte de l'Escale (H, couche rouge, 7569), humérus droit. 2*a*. face antérieure; 2*b*. profil.
3. *Meles thorali spelaeus*, grotte de Lunel-Viel. Demi-mandibule gauche (9-2904), face externe.

MELES THORALI Viret *SPELAEUS* n.ssp.

Tableau 101.
Planche XXVII.

Le matériel de la grotte de Lunel-Viel n'est pas beaucoup plus abondant qu'à l'Escale mais il comprend des restes plus caractéristiques.

A. Matériel étudié

1. *Dentition supérieure* (Tabl. 101; Pl. XXVII).

Un palais complet cassé en arrière de la tuberculeuse porte toutes les dents sauf les deux canines et les deux incisives latérales; la face supérieure, mal conservée, est incomplète.

Comme sur les Blaireaux actuels, les quatre incisives médianes sont disposées dans un même plan antérieur; un court diastème sépare la canine de la I^3. Il n'y a aucune trace de P^1 comme celà arrive fréquemment sur *Meles meles*. La P^2 est plus développée que sur le Blaireau actuel : elle est plus haute, son denticule médian rejeté vers l'avant est haut, terminé vers l'arrière par une arrête coupante légèrement relevée au collet en un denticule secondaire. La P^3 est moins projetée vers l'avant, son denticule principal est presque médian comme sur l'espèce moderne mais c'est une dent plus haute, dont la partie postérieure s'élargit comme pour amorcer un début de talon, ce qui ne s'observe sur aucun des crânes actuels que j'ai à ma disposition. La carnassière supérieure est particulièrement caractéristique, elle est beaucoup plus forte que sur le Blaireau

Source : MNHN, Paris

moderne. Le protocône est épais et large précédé par un parastyle très peu développé; c'est le métacône plus allongé, qui donne à la dent un aspect moins triangulaire que sur l'espèce actuelle chez lequel la largeur antérieure est presque égale à la longueur externe de la dent, alors qu'ici, cette dernière (10,5 mm) est la plus importante (7,5 mm de largeur antérieure seulement). Comme sur le Blaireau de Saint-Vallier (Quaternaire inférieur), et à la différence du Blaireau actuel chez lequel c'est un caractère moins accentué, l'extrémité interne du talon se relève en une pointe bien visible ici.

TABLEAU 101. — *Crânes et dentitions supérieures de* Meles thorali *du Quaternaire ancien et moyen*

Mesures	Saint Vallier. Collections du Muséum de Lyon			Lunel-Viel
	QSV 1	QSV 2	QSV 17	9-2930
Longueur totale du crâne	123,0	–	–	–
P^3 Longueur	5,3	5,1	6,0	5,0
Largeur	3,7	3,8	3,5	3,2
P^3 Longueur	5,5	6,1	6,0	6,2
Largeur	4,5	3,9	4,6	4,1
P^4 Longueur	10,6	9,2	10,5	10,5
Largeur	8,5	7,9	8,5	7,5
M^1 Longueur externe	9,6	9,1	9,2	9,3
Largeur médiane	12,3	12,9	12,0	12,0
Longueur interne	14,5	13,5	15,0	12,8
Diamètre antéro-postérieur de la canine	–	7,2	–	–

La M^1 enfin, est aussi une dent assez caractéristique de forme presque carrée; sur le bord externe (longueur externe : 9,5 mm) le paracône est plus développé que le métacône et ces deux cuspides sont jointives (longueur interne: 12,8 mm); sur le Blaireau actuel, la tuberculeuse supérieure est plus développée longitudinalement et la dent étant étirée vers l'arrière, le bord externe est arrondi; ici, au contraire, la M^2 a un bord externe en pan coupé, oblique sans gonflement au niveau du métaconule qui reste à l'intérieur de la surface de la dent, alors qu'il fait saillie sur le bord postérieur chez *M. meles*. Le palais dénote un animal un peu plus fort que l'animal moderne.

2. *Dentition inférieure* (Tabl. 102, fig. 76).

Deux mandibules presque complètes dont la dentition est en excellent état permettent d'avoir une bonne idée de la dentition inférieure.

Sur LVI-9-1574 et LVI-4-3247, les incisives sont conservées : comme sur le Blaireau actuel, la I_1 est petite, la I_2 élargie longitudinalement, la I_3 au contraire, est élargie transversalement. La canine est fortement arquée vers l'arrière, très amincie au milieu.

Immédistement en arrière, il y a un alvéole pour P_1 qui n'est pas conservé, P_2 est plus forte que sur le Blaireau actuel, sa pointe médiane est rejetée vers l'avant et la dent est implantée à l'oblique; ceci est très net sur LVI-9-1574. P_3 a un denticule médian haut et acéré; elle possède un denticule postérieur très fort sur LVI-9-1574, moins net sur LVI-4-3147 mais encore plus développé que sur l'espèce moderne. P_4 est implantée longitudinalement et non à l'oblique comme P_2 et P_3; elle possède un petit denticule antérieur rarement visible sur l'espèce actuelle. La carnassière inférieure est de la taille de celle du Blaireau actuel : le trigonide mesure 9,5 mm (9-1574) et 9,2 mm (4-3147) alors que la longueur du talonide est respectivement de 7,2 mm et 6,6 mm. Sur les deux mandibules, on peut observer quatre cuspides opposées deux à deux et sur LVI-9-1574, les rudiments d'une cinquième, en position postéro-interne.

La M_2 est de forme arrondie sur 9-1574, au contraire de forme presque triangulaire sur 4-3147.

Source : MNHN, Paris

Enfin, il faut noter que sur *M. meles*, la symphyse mandibulaire atteint le niveau du bord postérieur de P_2, alors que sur les deux mandibules de Lunel-Viel, elle va jusqu'au niveau du milieu de P_3.

3. *Squelette.*

Associés à ces restes, la couche 4 a fourni une extrémité distale d'humérus (LVI-4-711) qui provient d'un jeune : elle mesure seulement 25 mm de largeur de diaphyse.

TABLEAU 102. — *Dentitions inférieures de Blaireaux du Quaternaire ancien et moyen*

Mesures	*Meles thorali*	*Meles sp.*	*Meles thorali spelaeus* n. ssp.		*Meles meles atavus*	
	Saint-Vallier QSV 8	L'Escale H-6493	Lunel-Viel 4-3147	Lunel-Viel 9-1574	Erpfingen (F. HELLER, 1958)	Puspökfürdo (T. KORMOS 1914)
Longueur de la carnassière inférieure....	15,6	16,8	15,8	16,7	17,2	17,5
Largeur de la carnassière inférieure.....	7,5	7,7	6,9	7,5	8,0	7,4
M_2 Longueur.....	–	6,1	5,2	4,8	5,9	–
Largeur.....	–	7,4	6,1	5,7	5,4	–
P_4 Longueur.....	6,5	–	6,8	6,9	–	–
Largeur.....	3,5	–	4,1	4,5	–	–
P_3 Longueur.....	6,3	–	6,1	5,4	–	–
Largeur.....	3,5	–	3,7	4,2	–	–
P_2 Longueur.....	4,8	–	5,1	5,0	–	–
Largeur.....	4,1	–	3,2	3,9	–	–
Diamètre antéro-postérieur de la canine..	8,3	–	7,2	8,8	–	–
Hauteur de la mandibule en avant de P_1..	–	–	16,2	15,5	–	–
Hauteur de la mandibule en avant de M_1..	–	15,9	13,6	13,8	–	–

B. **Comparaisons** (tabl. 102)

Les principaux caractères de la dentition, qui opposent le Blaireau de Lunel-Viel au Blaireau actuel, sont : le grand développement des prémolaires supérieures et inférieures, l'étalement longitudinal de la carnassière supérieure, la face externe de la M^1 courte, le fort développement du trigonide de la M_1; or, ce sont les traits spécifiques relevés par J. Viret (1950 et 1954) sur le Blaireau villafranchien (*Meles thorali*) dont le type provient du gisement de Saint-Vallier (Drôme).

Certaines différences avec le *M. thorali* de Saint-Vallier sont pourtant visibles: la P^2 de *M. thorali* est toujours biradiculée, ce qui n'est pas le cas ici; la structure de la M_2, qui est plus longue que large sur l'animal de Saint-Vallier alors qu'ici elle est plus large que longue comme sur le Blaireau actuel; la longueur totale de la carnassière inférieure qui est un peu plus faible sur les mandibules de Lunel-Viel; la tuberculeuse supérieure dont le talon est plus court (12,9 mm à Lunel-Viel, alors qu'il varie, entre 13 et 15 à Saint-Vallier) et le bord externe un peu plus long et qui n'atteint pas la longueur de celle du Blaireau actuel. Je ne pense pas qu'il faille donner à ces différences une valeur spécifique; elles paraissent plutôt dénoter une spécialisation un peu plus poussée sans pour celà dissimuler les caractères spécifiques propres liés à un régime plus carnivore que celui de l'espèce actuelle.

La présence à Lunel-Viel du *Meles thorali* de Saint-Vallier, permet de mettre en évidence un des rares liens de parenté existant entre des Carnivores du Quaternaire moyen et ceux du Quaternaire inférieur; cependant on peut observer certaines différences morphologiques auxquelles s'ajoutent un decalage chronologique tel, qu'il parait nécessaire de désigner les Blaireaux de Lunel-Viel sous le nom de *Meles thorali* Viret *spelaeus* n.ssp.

Source : MNHN, Paris

C. Rapports avec les Blaireaux du Quaternaire moyen d'Europe et le problème du *Meles meles atavus* Kormos

1. *Hongrie.*

En 1914, T. Kormos a décrit trois fragments de mandibule et une phalange provenant de Püspökfürdo sous le nom spécifique de *Meles atavus;* le principal caractère noté par Kormos est la présence d'une petit cuspide supplémentaire à l'avant de l'endoconide de la carnassière inférieure. Quelques années plus tard, Kretzoi (1938) en étudiant une mandibule de Blaireau de Gombaszög (Hongrie) note la présence irrégulière de cette cuspide aumuméraire; constatant d'ailleurs que le Blaireau fossile entre dans les limites de variations de l'espèce actuelle, il le nomme *M. meles atavus*, à cause de son âge géologique plus ancien. Ceci est confirmé par J. Viret (1950) puis par Heller (1958) sur les restes de Blaireau d'Erpfingen et en particulier sur un fragment de mandibule avec M_1 et M_2; par contre, cet auteur dit avoir observé aur des Blaireaux actuels cette cuspide supplémentaire signalée par Kormos et il accorde une valeur syatématique à la position plus reculée du métaconide de la carnassière inférieure.

Or malgré ces différentes études on est obligé de constater que le matériel disponible est insuffisant. Il ne comprend pas de dent supérieure et les autres gisements ayant fourni des restes de Blaireaux ont donné des éléments non exactériatiques [1].

2. *Allemagne.*

Le gisement de Voigstedt (E. Thenius, 1965) a fourni un fragment de mandibule avec l'alvéole de la M_1 et celle de la M_2, l'auteur désigne ces restes comme *Meles meles* cf. *atavus* car il pense que le développement des racines du talonide de la carnassière inférieure est plus important aur le Blairesu mindélien que sur l'espèce actuelle et moins que sur l'espèce villafranchienne.

Le gisement de Mosbach a livré une mandibule que D. Kahlke (1961) range pour des « raisons chronologiques » dans la sous-espèce *atavus*. Süssenborn n'a donné qu'un fragment de mandibule rapporté par Söergel à *Meles* cf. *meles*.

Celà revient à constater que les Blaireaux du Quaternaire moyen d'Europe moyenne sont fort mal connus et qu'il est impossible de savoir, pour l'instant, quelles relations exactes ils peuvent avoir avec ceux du Sud-Est de la France.

Le seul fait à peu près sûr est que les auteurs germaniques ont une nette tendance à grouper les mandibules de la sous-espèce *atavus* dans le cadre de l'espèce actuelle (*M. meles*) alors que les Blaireaux de Lunel-Viel, nous venons de le voir, s'intègrent à l'espèce villafranchienne (*M. thorali*).

D. Origine du *Meles thorali*

D'après J. Viret (1939) « les *Meles* vrais arrivent en Europe au début du Pliocène et sont originaires de la Chine septentrionale où on les trouve répandus au Pontien ». Cet auteur a décrit un fragment de mandibule de *Meles gennevauxi* qui provient des sables pliocènes de Montpellier; c'est un animal de forte taille, à dentition primitive, chez lequel la partie coupante de la dentition, prémolaires et trigonide de la carnassière inférieure, sont beaucoup plus développés que chez l'espèce actuelle. Il est difficile, puisque l'on ne connaît pas la dentition supérieure de ce fossile, de savoir quelles relations peuvent exister entre l'espèce pliocène et l'espèce du Quaternaire ancien.

MELES MELES MELES L.

Tableaux 102, 103.

Il semble donc que ce soit au début du Quaternaire supérieur, dans le Sud-Est de la France, qu'apparaissent les vrais Blaireaux.

Il n'y a pas de différence de taille bien nette entre l'espèce actuelle, celle du Quaternaire supérieur, et celle du Quaternaire moyen, mais il faudrait bien plus de matériel que je n'en ai à ma disposition pour le vérifier.

Dans l'ordre chronologique, le plus ancien « vrai » Blaireau est le crâne trouvé à la grotte de Rigabe dans un niveau qui date soit de la fin du Rissien soit du début du Würm. Ce crâne est en excellent état de

1. Celà est d'ailleurs constaté par E. Thenius (1965) qui note que l'étude de la couronne de la carnassière inférieure n'apporte aucune certitude.

Source : MNHN, Paris

conservation et ne se distingue ni par sa structure, ni par sa dentition de l'espèce actuelle. La carnassière supérieure et la tuberculeuse en place montrent que la carnassière est triangulaire, relativement courte et la tuberculeuse à talon allongé longitudinalement présente le bord postérieur arrondi caractéristique des Blaireaux actuels.

TABLEAU 103. — *Blaireaux du Quaternaire supérieur et de l'époque actuelle (Sud-Est de la France)*

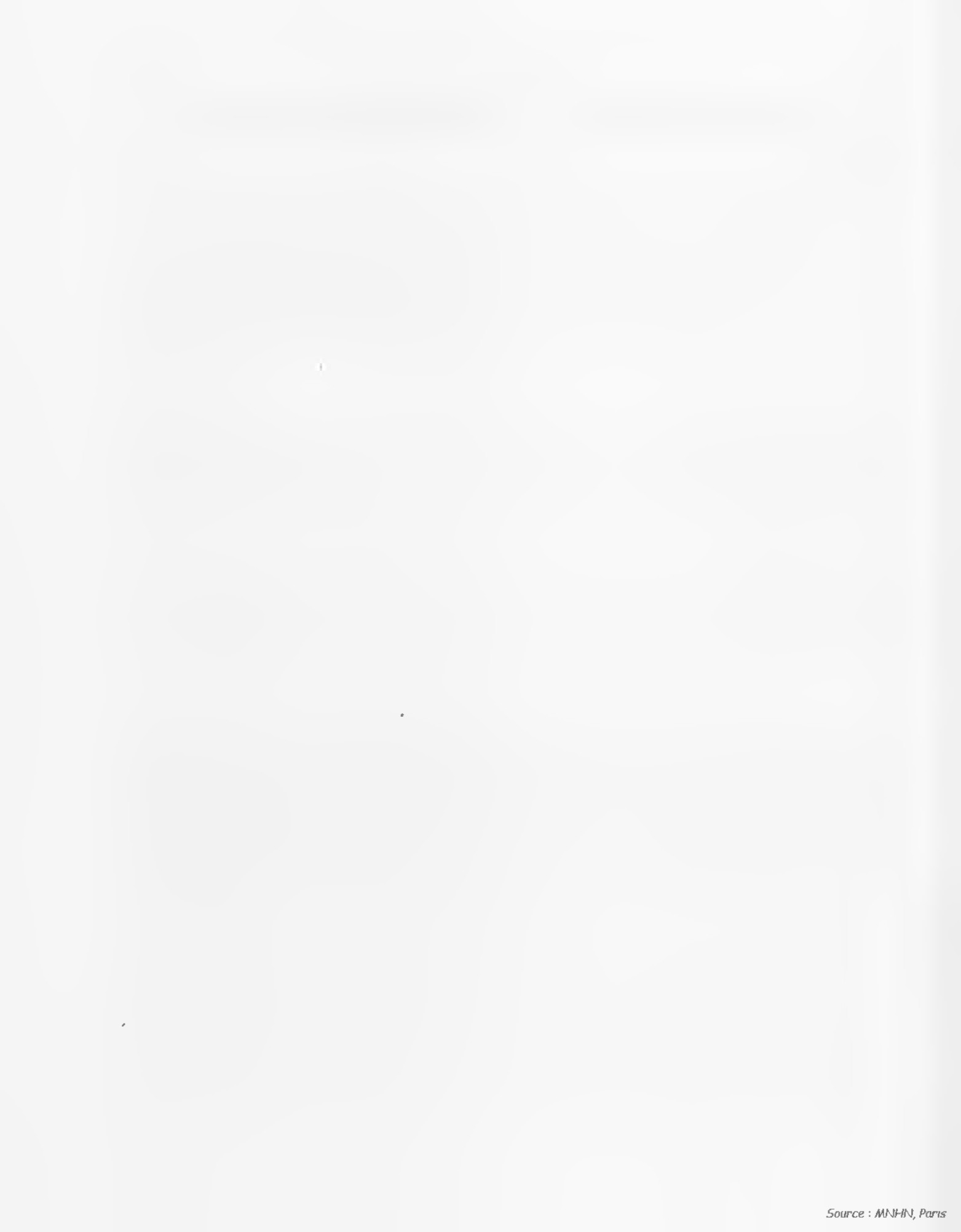
Mesures	Rigabe n° 112	Grotte de Pondres (M. PAULUS, 1947)	Grotte de la Sartanette (M. PAULUS, 1947)	Blaireaux actuels de la vallée du Gardon (M. PAULUS, 1947)
Crânes				
Longueur totale	130,0	140,0	–	135,0-140,0
Largeur de l'arcade zygomatique	77,0	88,0	–	83,0- 85,0
Longueur de la rangée dentaire	55,0	59,0	–	55,0- 58,0
Longueur des molaires et prémolaires	34,5	36,5	32,6	33,0- 36,0
Longueur de la carnassière	8,2	–	–	–
Longueur maximum de la tuberculeuse	13,3	15,0	14,0	13,5- 15,5
Largeur de la tuberculeuse	11,9	12,0	–	–
Mandibules				
Longueur de la carnassière	–	17,0	–	15,6
Largeur de la carnassière	–	8,0	–	7,5
Hauteur de la branche horizontale sous la carnassière inférieure	–	15,5	–	15,0- 16,0

Dans l'ensemble des grottes du Gardon, le Blaireau est représenté à la grotte de Pondres, à la Sartanette et à la Balauzière (M. Paulus, 1947). Dans ce dernier gisement les restes sont rares : un crâne fragmentaire provient des niveaux supérieurs (il n'est peut être pas fossile) et une mandibule d'animal âgé a une carnassière qui mesure 17 mm (M.F.Bonifay, 1960), comme celle du Blaireau de Pondres.

En dehors de ces gisements, le Blaireau est cité à la grotte de Grimaldi et à celle de l'Observatoire, selon M. Boule.

En réalité, le Blaireau n'apporte pas une grande contribution à la connaissance des faunes fossiles, le plus souvent, lea terriers qu'il creuse en font un fossile « hors stratigraphie » et mal daté, surtout dans les gisements préhistoriques. Ceci explique que fréquemment, on ne le ramasse pas et qu'il ne soit pas cité dans les listes paléontologiques du Quaternaire supérieur. Enfin, il faut constater qu'il n'est jamais abondant.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS

I. ÉVOLUTION GÉNÉRALE DES CARNIVORES AU QUATERNAIRE MOYEN ET SUPÉRIEUR

A. Les Canidés

1. *Canis.*

La prolifération genre *Canis* semble être un des critères les plus sûrs des faunes post-villafranchiennes. Bien que présent au Pontien en Europe septentrionale, il disparaît au Pliocène et au Quaternaire inférieur où il est remplacé par le Chien viverrin (*Nyctereutes megamastoides*) dans la biocénose villafranchienne.

En Allemagne on le rencontre dès le début du Mindel (gisement de Mosbach et de Süssenborn); le fait que les marnes grises d'Abbeville, que l'on peut assez sûrement placer dans la première moitié du Mindel, n'en contiennent pas, permet de penser que les *Canis* n'ont envahi l'Europe méridionale qu'au milieu du Mindel (Il Tasso, Val d'Arno supérieur) pour proliférer à la fin de cette glaciation (l'Escale, Bouches-du-Rhône) [1].

Il s'agit d'un fossile fort important car les *Canis* que l'on peut suivre tout au cours du Quaternaire moyen et supérieur paraissent permettre, dans certains cas, de situer des faunes les unes par rapport aux autres et donc de les dater. L'évolution de la dentition supérieure du *Canis etruscus* permet de distinguer plusieurs stades :

Dans un premier stade la majorité des individus présente un indice de type *a* à la dentition supérieure, c'est-à-dire que le rapport de la longueur de la carnassière supérieure/longueur des tuberculeuses est inférieur à 1. A ce stade la carnassière supérieure présente un talon bien dégagé; c'est ce que l'on peut observer sur les populations d'Il Tasso (Val d'Arno supérieur) et celle de Hundsheim (Autriche). On peut penser que ces gisements sont contemporains du Mindel moyen ou inférieur.

Un deuxième stade présente la population divisée en deux groupes : 50 % des individus conservent cet indice de type *a* (primitif) alors que l'autre moitié présente un indice de type *b* (supérieur à 100). La carnassière supérieure présente des variations morphologiques, son talon étant plus ou moins développé mais ce sont les carnassières les plus tranchantes, c'est-à-dire à talon réduit qui sont sur les mâchoires de type *b*. Le type en est la population de l'Escale, d'âge Mindel supérieur.

Un troisième stade est réalisé au Mindel-Riss. Toute la population a franchi le cap et toutes les mâchoires présentent des indices plus grands que 100. La carnassière supérieure est de type tranchant, le talon réduit à un bourrelet comme sur le Loup actuel, mais l'animal est encore de taille réduite, inférieure à celle de l'espèce actuelle. C'est la sous-espèce que j'ai créée sur le matériel de Lunel-Viel : *Canis lupus lunellensis.*

Enfin, un dernier stade correspond à la réalisation de l'espèce actuelle (*Canis lupus*). Son apparition date de la glaciation de Riss.

L'étude des mandibules, comme celle des os longs, permet seulement de discerner une augmentation régulière de la taille depuis le début du Quaternaire moyen jusqu'au Quaternaire récent.

1. Depuis la rédaction de ce mémoire des travaux récents permettent de penser que le genre *Canis* n'a pas disparu complètement d'Europe méridionale après de Pontien. J. Leinders et J. Michaux le signalent dans les niveaux Pliocènes du Roussillon (« Complément à la connaissance de la faune de mammifères du Pliocène du Roussillon. Précision sur l'extension chronologique du genre *Canis* en Europe » *C. R. s. S. G. F.*, fasc. 8, p. 322, 1969) et M. Beden et Ch. Guth l'ont rencontré dans la faune villafranchienne appauvrie (Quaternaire inférieur) de Blasaac-la-Girondie (« Un nouveau gisement de Vertèbrès du Villafranchien de la vallée de l'Allier » *C. R. Acad. Sc.*, Paris, tome 271, p. 168, 1970).

Cela me pousse à envisager une seconde hypothèse, intégrée au tableau 104, selon laquelle le genre *Canis* ne serait pas un élément immigrant au Quaternaire moyen mais serait resté endémique depuis le Pontien.

Source : MNHN, Paris

2. *Vulpes.*

L'histoire des Vulpidés au Quaternaire s'avère plus complexe.

Le Renard vulgaire (*Vulpes vulpes vulpes*) apparaît sous une forme archaïque, à laquelle j'ai donné le nom sous-spécifique nouveau de *Vulpes vulpes jansoni* dans le Mindel final de la grotte de l'Escale, durant un épisode un peu plus tempéré du dernier stade de cette glaciation; il s'agit d'un fossile de taille comparable à celle de la sous-espèce *crucigera* actuelle, mais ayant un squelette plus gracile et se distinguant de l'espèce actuelle par le développement de l'hypocône aux tuberculeuses supérieures et par la robustesse de ses prémolaires.

On peut penser que le Renard vulgaire mindélien est le descendant des Renards Pliocènes du Roussillon (*Vulpes donnezanni*), bien qu'il n'y ait pas de Renard dans la majorité des gisements à faune villafranchienne ainsi que dans ceux contemporains du début du Mindel. Sa présence dans le gisement espagnol de Villaroya, qui a livré quelques restes de vulpidés, paraît démontrer que les Renards Pliocènes ont pu se conserver en Espagne jusqu'au début du Mindel; le retour en France se serait alors fait d'Ouest en Est, à la fin du Mindel.

On connaît mal les Renards vulgaires du Mindel-Riss et du Rissien; par contre le genre *Vulpes* est un élément banal de la faune würmienne, au moins dans le Midi de la France; à cette période il montre une vive préférence pour un biotope froid : par celà et par ses caractéristiques métriques, il se rapproche de *Vulpes vulpes vulpes* des zones nord-européennes; à la période actuelle, les Renards de nos régions appartiennent à la sous-espèce *crucigera* que l'on peut considérer comme une forme dégénérée du grand Renard nordique, et adaptée à un climat plus tempéré.

La première apparition du Renard polaire sous la forme connue actuellement (*A. lagopus*) serait contemporaine de la glaciation rissienne (gisement de Fontéchevade, Charente), mais l'origine de cette espèce remonte beaucoup plus haut dans le temps. Au Quaternaire moyen, on connaît un petit Renard très carnivore en Hongrie (à Kalkberg, Beremend et Püspökfürdo), en Autriche (Hundsheim), peut-être en Allemagne (Heppenloch), mais ce sont les restes de l'Escale qui permettent de relier ces éléments jusqu'ici mal caractérisés d'une part au genre *Vulpes* (*V. praeglacialis*) et d'autre part au Renard polaire actuel.

Le *Vulpes praeglacialis* du Quaternaire moyen paraît être proche parent du petit Renard villafranchien (*Vulpes alopecoides*) [1].

Ce dernier est rare mais paraît être plus fréquent en Espagne qu'ailleurs; là encore l'extension de l'ancêtre du Renard polaire a probablement eu l'Espagne comme origine, ou tout au moins l'Europe méridionale.

Au Quaternaire moyen, il s'agit d'une espèce « charnière » encore affiliée au genre *Vulpes* par les caractères broyeurs de la dentition (tuberculeuses développées, talon de la carnassière inférieure parfois tricuspide, présence sporadique du denticule postérieur de la P_3) mais sur laquelle on peut déjà discerner, à l'état de tendances, certaines caractéristiques du Renard polaire actuel dont il se rapproche énormément par la morphologie du squelette. Puis il a gagné toute l'Europe avec une nette préférence pour les zones froides où il s'est localisé par la suite.

Tout au cours du Quaternaire supérieur, on assiste à une forte réduction des tuberculeuses, en particulier à la mandibule, ce qui tend à donner une importance de plus en plus grande à la partie tranchante de la dentition.

Dans le cas du Loup, du Renard vulgaire et du Renard polaire, la grotte de l'Escale a permis de mettre en évidence que ces trois lignées avaient, dès le Mindel, une préférence pour un biotope froid auquel par la suite, et jusque dans la nature actuelle, elles se sont adaptées de façon de plus en plus exclusive.

3. *Cuon.*

Les Cuoninés ont fourni des restes rares mais très caractéristiques. Cette famille de Canidés n'a aucune relation avec les faunes européennes pliocènes et provient assez sûrement d'un rameau loeslisé plus à l'Est.

Le plus grand des Cuons quaternaires est le plus ancien; il a été décrit pour la première fois à Rosières dans le Cher et appelé *Cuon stehlini* quelques années plus tard. H. D. Kahlke lui a attribué un fémur du gisement de Mosbach (Mindel inférieur) et je lui rapporte (?) un pisiforme et un tibia provenant des niveaux interstadiaires qui séparent le Mindel moyen du Mindel supérieur de la grotte de l'Escale.

1. On peut se demander si la dentition supérieure d'Il Tasso, n'appartient pas à *V. praglacialis*.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce est principalement caractérisée par une grande taille et une grosse tuberculeuse inférieure à deux racines.

De taille moyenne, *Cuon priscus* est contemporain de la précédente espèce dans le gisement de Mosbach; il existe en outre en Autriche à Hundsheim et en Allemagne à Heppenloch. Il paraît assez tardif (interglaciaire Mindel-Riss) à Lunel-Viel dans le Midi de la France. Il est caractérisé par une M_2 petite à racines réduites [1].

Une troisième espèce, la plus récente, *Cuon alpinus europaeus,* apparaît à l'interglaciaire suivant (Riss-Würm des grottes de Mars à Vence); elle dure jusqu'au Moustérien avant de disparaître au Würm III. Il s'agit d'un animal de taille plus réduite que les précédentes qui possède une petite tuberculeuse inférieure à racine unique ou à racines soudées et sporadiquement un denticule antérieur à la P_4. Le type de la sous-espèce a été décrit par Marcellin Boule sur les éléments de la grotte de l'Observatoire (A. M.).

Tout se passe comme si, en Europe, l'évolution des Cuons était marquée par une tendance à la réduction de la taille et à la diminution de la M_2. La forme *Cuon alpinus fossilis* avec sa M_2 à racines soudées formant transition entre le *Cuon priscus* d'une part et le *Cuon alpinus europaeus* d'autre part; le *Cuon alpinus* actuel peut se placer au sommet de cette lignée.

En réalité, il y a une rupture nette d'une espèce à l'autre et ceci se voit particulièrement à l'étude de la longueur de la carnassière inférieure; d'autre part, on ne connaît pas de formes vraiment intermédiaires entre ces trois espèces. Il s'agit donc plutôt de trois vagues de migration que l'on peut essayer de dater en France du début du Mindel pour *Cuon stehlini*, du Mindel-Riss pour *Cuon priscus,* et du Riss-Würm pour *Cuon alpinus europaeus* [2].

J'ai essayé de résumer dans le tableau 104 la succession des Canidés quaternaires, ainsi que pour les quatre autres familles de Carnivores.

Ces schémas doivent être plutôt considérés comme des hypothèses de travail et non comme des résultats sûrement acquis.

B. Les Hyaenidés

1. *Hyaena.*

Jusqu'à ces dernières années on pouvait penser qu'il n'y avait que le genre *Crocuta* qui était représenté dans le Quaternaire d'Europe méridionale.

Les fouilles de l'Escale et de Lunel-Viel ont mis en évidence la présence d'une *Hyaena* au Quaternaire moyen, dont les origines sont particulièrement anciennes puisqu'il paraît vraisemblable de la rattacher à l'*Hyaena donnezani* du Pliocène de Perpignan.

Les gisements du Sud-Est de la France ont livré actuellement le matériel le plus abondant et le plus complet d'Europe, en particulier des crânes et des éléments du squelette inconnus jusqu'alors.

La dentition d'*Hyaena prisca* se caractérise par une implantation des prémolaires « en tuiles de toit ». A la mâchoire supérieure P^2 et M^1 ont un développement important [3]. Sur la P^2 et la P^3, le denticule antérieur est très développé. La P^3 est moins haute que sur *Crocuta*. Le troisième lobe de la carnassière supérieure est court et il y a une grosse tuberculeuse.

La dentition inférieure se distingue par des prémolaires fortes et massives et au contraire par une carnassière de taille réduite. La P_2 et surtout la P_3 et la P_4 se reconnaissent à leur parastylide très développé et à leur protoconide bas dont le bord antérieur arrondi n'est pas incliné vers l'arrière, comme chez *Crocuta*, mais redressé vers l'avant. La carnassière inférieure est caractérisée par le développement du talonide qui porte un hypoconide tranchant et surtout par la présence d'un fort métaconide médian.

Le squelette d'*Hyaena* est très typique avec des os longs graciles et sveltes qui se distinguent assez facilement des os trapus et courts de *Crocuta*. Ces caractéristiques générales se retrouvent chez l'Hyène striée actuelle mais l'Hyène de Lunel-Viel en diffère par une plus forte taille, un crâne plus allongé, une crête pariétale plus développée, un frontal déprimé à l'arrière et bombé à l'avant et un squelette plus puissant.

1. La sous-espèce *fossilis* décrite sur les éléments de la brèche d'Heppenloch n'en est pas très éloignée.
2. L'arrivée de *Cuon priscus* en Allemagne est probablement antérieure : Gunz-Mindel ou Mindel inférieur.
3. Les rapports dentaires de la dentition supérieure d'*H. prisca* sont les suivants : carnassière supérieure = 100, P^3 = 67, P^2 = 52, P^1 = 18.

Source : MNHN, Paris

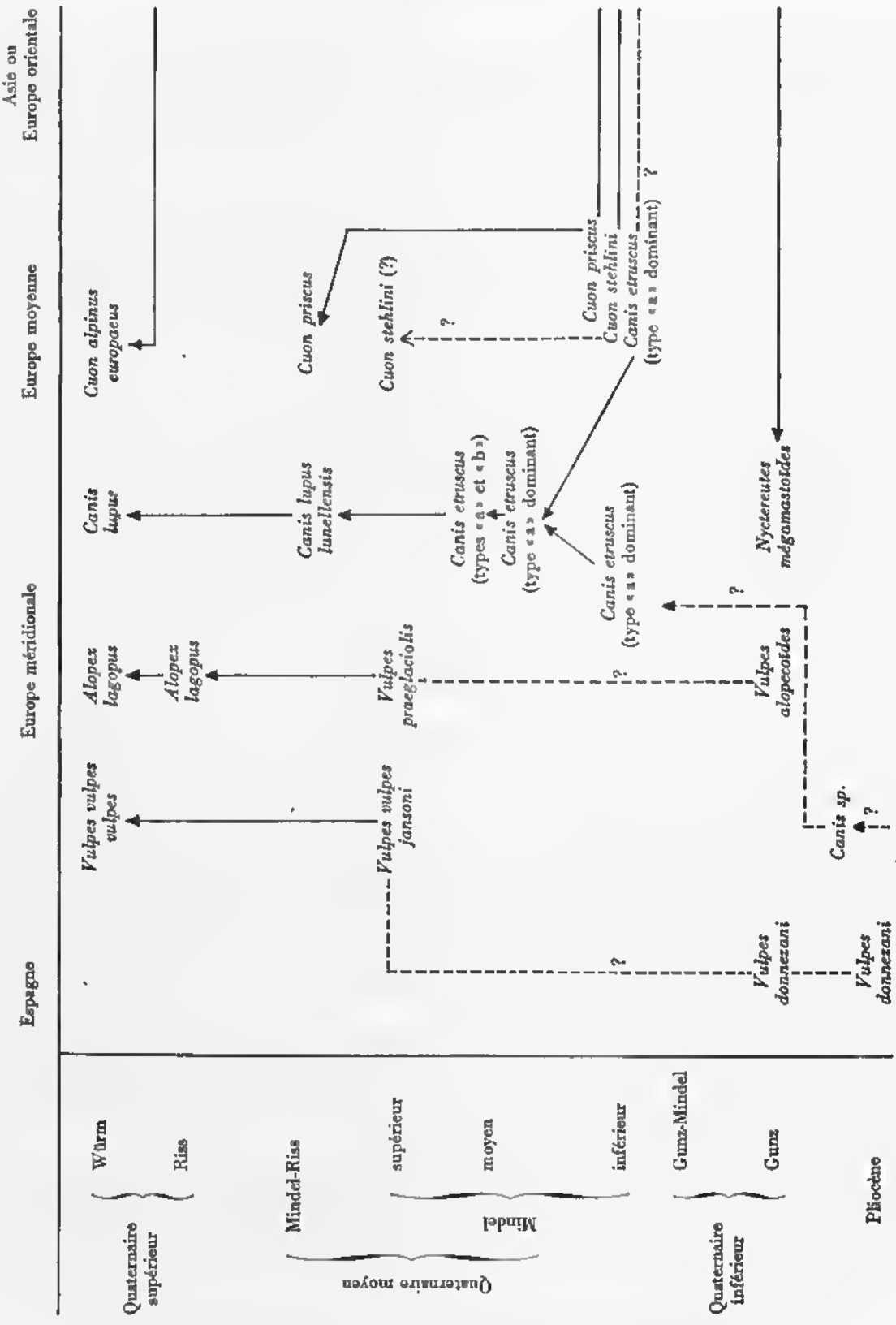
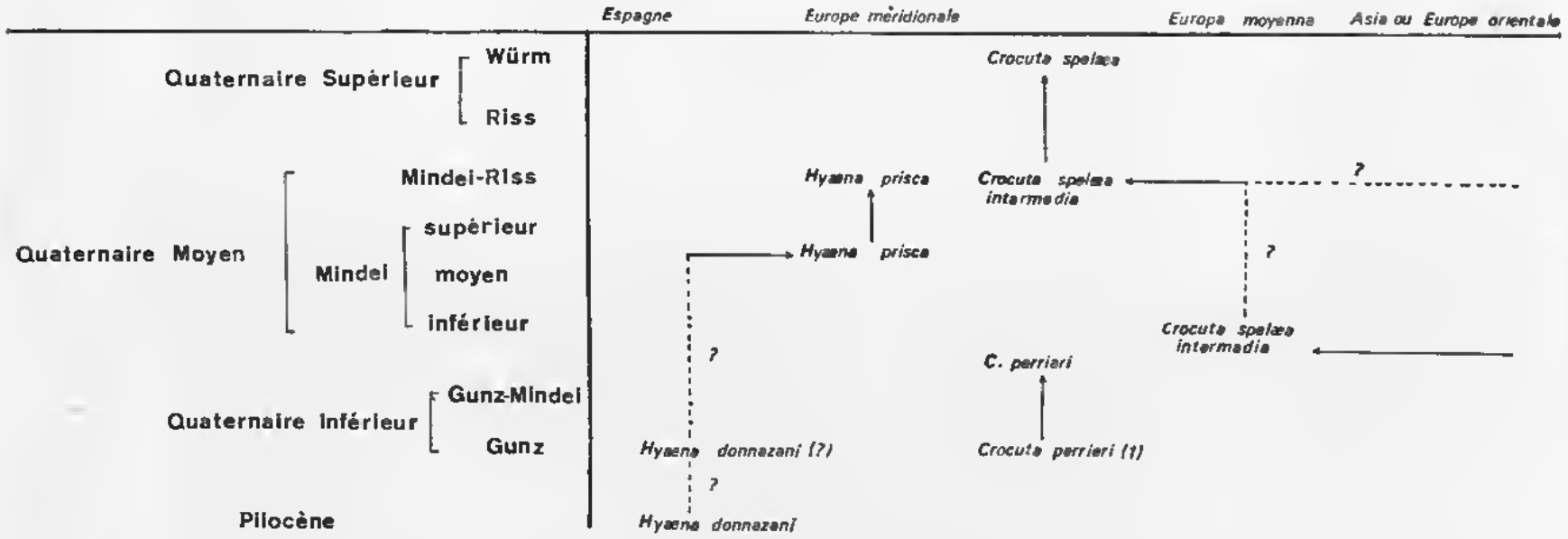


TABLEAU 104. — *Répartition géographique et chronologique des différentes formes de Canidés quaternaires en Europe*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 105. — *Répartition géographique et chronologique des différentes formes d'Hyaenidés quaternaires en Europe*



(1) Le genre *Euryboas* paraît ne pas dépasser le Quaternaire ancien.

Source : MNHN, Paris

J'ai pensé qu'il était nécessaire d'isoler spécifiquement les restes d'*Hyaena* quaternaires sous le nom que leur avait donné primitivement M. de Serres : *H. prisca*. Les individus du Mindel-Riss de Lunel-Viel paraissent les derniers connus en Europe, les plus tardifs [1].

L'intérêt de cette espèce est de s'intercaler dsns le temps, dans le Sud-Est de la France, entre l'extinction de la *Crocuta perrieri* du Villafranchien et l'arrivée en masse de la *Crocuta spelaea intermedia*. En effet, on la connaît en France, au Mindel moyen, à la hrèche de Montmaurin et en Autriche à Hundsheim; au Mindel supérieur en France, à l'Escale et à Es-Taliens; au Mindel-Riss, en France, à Lunel-Viel et à Montsaunès, au Portugal à la grotte de Furninha. Comme pour le Renard vulgaire, il semble que son extension au Quaternaire moyen sur les pourtours de la péninsule ihérique et en Europe méridionale soit la preuve de as localisation en Espagne durant le Quaternaire ancien [2]. Le mouvement de migration d'Ouest en Est daterait alors de la première partie du Mindel.

2. *Crocuta*.

En ce qui concerne le genre *Crocuta*, son histoire au Quaternaire paraît heaucoup plus complexe. Avec les faunes villafranchiennes, on trouve la *Crocuta perrieri* typique, puis dans les faunes villafranchiennes appauvries de la fin du Quaternaire ancien ou du déhut du Quaternaire moyen on trouve une forme très évoluée : *C. brevirostris*; elle est alors associée au *Canis etruscus* : c'est le cas de Sinzelles en France, Gomhaszög en Hongrie, d'Il Tasso en Italie. Au déhut du Mindel, on rencontre en Allemagne les tout premiers individus de *Crocuta spelaea intermedia*, qui coexistent avec *C. perrieri* (Süssenhorn). Durant cette même période, en Europe méridionale, la place est occupée par l'*Hyaena prisca* seule, puis par l'*Hyaena prisca* et *Crocuta spelaea intermedia* dès le Mindel-Riss, lorsque cette dernière atteint le Midi de la France et prolifère. On peut penser que l'Hyène des cavernes est une espèce asiatique, peut-être apparentée à *Crocuta honanensis* du Pontien de Chine, qui aurait émigré d'Est en Ouest par les grandes plaines du Nord de l'Allemagne, au déhut du Quaternaire moyen.

La forme archaïque de l'Hyène des cavernes est maintenant hien connue grâce au gisement Mindel-Riss de Lunel-Viel. Elle doit porter l'appellation sous-spécifique d'*intermedia* car elle se distingue à la fois de l'Hyène des cavernes würmienne et de l'Hyène tachetée actuelle. Elle se caractérise par une dentition lourde qui n'atteint pas la puissance de celle du fossile würmien. La différence de largeur entre la carnassière inférieure et la P_4 est importante alors que celle existant entre le paraconide et le protoconide de la carnassière inférieure est faihle. La dentition inférieure présente un pourcentage assez élevé (au moins un quart de la population) de carnassières avec un métaconide.

La dentition plus coupante chez l'animal du Mindel-Riss tend, tout au long du Quaternaire moyen et supérieur, vers une spécialisation liée au concassage des os. Le métaconide de la carnassière inférieure disparaît et en même temps l'animal augmente de taille. Il ne semble pas, en dehors d'une convergence de structure générale, qu'il existe une parenté avec l'espèce actuelle africaine (*C. crocuta*).

C. Les Ursidés (genre *Ursus*)

On rencontre au Quaternaire trois phyllums d'Ursidés.

1. *L'Ours des cavernes*.

Le phyllum du grand Ours villafranchien paraît se prolonger durant tout le Quaternaire sous les formes successives de *U. etruscus*, *U. deningeri* puis *U. spelaeus*. Au Quaternaire moyen, on le trouve sous une forme déjà proche de l'Ours des cavernes et qui possède associée à des membres de forte taille, une dentition relativement archaïque : c'est l'*Ursus deningeri*, très caractéristique des faunes mindéliennes européennes. Il est très net que c'est en Allemagne que cette forme a proliféré (Moshach, Süssenhorn, Jockgrim, Eberbach, Mauer...) et que c'est un fossile rare en Angleterre et en France. Après les loess d'Achenheim et le site de Bordes-sur-Lez, la grotte de l'Escale et la caverne de Lunel-Viel sont les seuls gisements français à avoir livré de l'*U. deningeri* [3].

1. Cependant si la datation du gisement de Hollabrun est exacte, *H. prisca* monterait peut-être jusque dans le Riss-Würm en Autriche.

2. Peut-être est-il possible que l'*Hyæna marini* de Villaroya couvre des restes de *C. perrieri* et quelques éléments rares d'*H. prisca*.

3. Le matériel très pauvre de Lunel-Viel rentre très probablement dans l'espèce *U. deningeri* s. l.

Source : MNHN, Paris

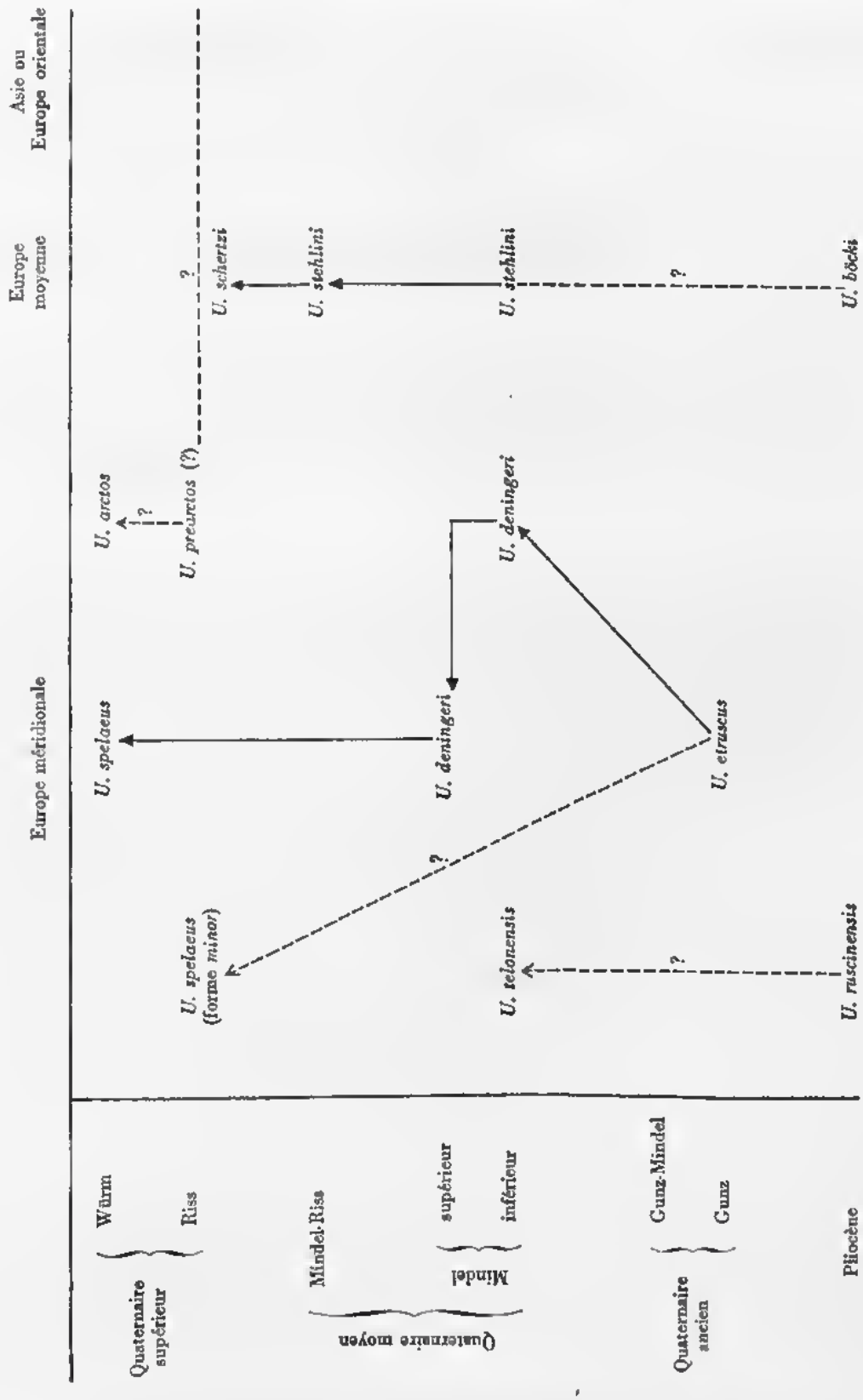


TABLEAU 106. — *Répartition géographique et chronologique des différentes formes d'Ursidés quaternaires en Europe*

Source : MNHN, Paris

Cette forme se distingue de l'Ours étrusque par un épaississement des os longs, en particulier de la diaphyse des métapodes, et par une plus grande complexité des tuberculeuses supérieures.

On ne connaît pas en France de restes de grands Ursidés au début du Quaternaire moyen et cette lacune s'étend probablement sur le Gunz-Mindel. Il est donc probable que l'évolution d'*Ursus etruscus* en *U. deningeri* se soit effectuée dans des régions plus orientales et que le grand Ours de la grotte de l'Escale soit un immigrant venu de l'Est.

L'Ours des cavernes proprement dit (*U. spelaeus*) apparaît dès le Rissien; il disparaît à la fin du Würm III mais a commencé à se raréfier dès la fin du Moustérien.

Dans les gisements du Midi de la France, où il n'est jamais très abondant, il atteint parfois la taille des grands individus d'Allemagne, mais dans les cavernes du Gardon certains faits comme la petite taille, les fortes exostoses, la mortalité des jeunes, permettent de penser que la dégénérescence de l'espèce a commencé dès le Würm ancien.

La présence dans le Sud-Ouest de la France de la sous-espèce *U. spelaeus minor*, décrite par M. Boule, pose un problème; ce fossile, vraisemblablement d'âge rissien, présente associé à des dents très évoluées (de type spéléen), un squelette de petite taille qui n'a pas la robustesse caractéristique de l'Ours des cavernes. Je ne pense pas que le dimorphisme sexuel suffise à expliquer sa petite taille et il est peut-être nécessaire de voir là la conséquence de l'influence du milieu; il est possible que les petits Ours des cavernes de Gargas soient les descendants demeurés sur place de quelques rares Ours (*U. etruscus*) villafranchiens.

2. *Le sous-genre Plionarctos.*

La présence de métapodes de petite taille à la grotte de l'Escale comme dans d'autres gisements européens du Quaternaire moyen permet de se demander si une petite forme d'Ours n'a pas vécu parallèlement au grand *U. deningeri* dans le Sud de la France. On trouve en effet au début du Quaternaire moyen des petits Ursidés qui n'étaient connus jusqu'à ces dernières années qu'en Europe moyenne : les plus beaux éléments ont été fournis par les gisements de Mosbach, et Mauer-Bammenthal en Allemagne, Gombaszög et Varberg en Hongrie. Il s'agit d'*U. (Plionarctos) stehlini*, étroitement apparenté aux Ours du Pliocène.

Le gisement de Cimay, près de Toulon, a fourni une mandibule isolée qui, tout en possédant les principaux caractères des *Plionarctos* allemands (petite taille; branche horizontale à fort bourrelet) s'en distingue par l'absence de P_3, la robustesse de l'os mandibulaire et la puissance de la canine. A ceci s'ajoute l'inversion du rapport de la longueur de la carnassière inférieure à la longueur de la M_2 qui est supérieure à 1 sur la mandibule de Cimay et au contraire inférieure à 1 sur l'espèce allemande. Ces caractères mettent en évidence une tendance carnivore plus accentuée sur la mandibule de Cimay et mérite une appellation spécifique nouvelle : *Ursus (Plionarctos) telonensis*. Je pense que les descendants des Ours pliocènes (*U. böcki* et *U. ruscinensis*) ont évolué de façon différente : d'un côté ceux d'Allemagne, terrain d'élection pour l'évolution des Ours au Quaternaire, sont devenus plus omnivores et ont suivi une voie évolutive que l'on peut qualifier de « normale » (*U. Pl. stehlini*), de l'autre le petit Ours de Provence est resté plus carnivore et donc plus archaïque (*U. Pl. telonensis*).

Il est possible qu'il faille intégrer à ce groupe d'Ursidés les restes de la Porte du Bois à Abbeville et ceux de Saint-Prest.

Comme dans le cas de l'*Hyaena*, au début de la glaciation de Mindel on observe la réapparition de formes pliocènes, réapparition là aussi vouée à l'échec car il est peu vraisemblable que les *Plionarctos* aient donné des descendants dans la nature actuelle.

3. *L'Ours brun.*

Un troisième groupe est celui des Ours bruns dont l'apparition est tardive et paraît dater, tant en Allemagne (Tuf de Taubach) qu'en France (grotte de Mars à Vence), de l'interglaciaire Riss-Würm. Il est possible cependant que la forme appelée *U. prearctos* par M. Boule et dont les éléments proviennent de la grotte du Prince à Grimaldi, se rattache à l'*U. arctos* dont elle représenterait alors une forme ancestrale d'âge rissien probable.

L'Ours brun s'est répandu au Riss-Würm sans jamais atteindre l'abondance de l'Ours des cavernes.

De nombreux auteurs pensent qu'il est le descendant de l'*Ursus etruscus* villafranchien, cette évolution spécifique se serait faite plus à l'Est et il y aurait eu ré-immigration au Quaternaire supérieur. Pour ma part,

Source : MNHN, Paris

n'apportant aucun élément nouveau à ce sujet, je préfère me ranger à l'opinion de H. Zapfe qui pense que l'on ne connaît pas encore la véritable origine de l'Ours brun et que l'évolution d'*U. etruscus* en *U. arctos* n'est pas prouvée.

D. Les Félidés

1. *Machairodontidés.*

Les Félins villafranchiens appartenant à la famille des Machairodontidés paraissent disparaître au cours de la glaciation de Mindel; les derniers gisements du Quaternaire moyen où on les trouve sont ceux de Voigstedt, et Süssenborn en Allemagne, d'Hundsheim en Autriche, de la Porte du Bois (Abbeville) et de Montmaurin en France, qui sont tous d'âge probablement Mindel inférieur ou moyen.

2. *Félidés.*

a. Il en est de même des *Acinonyx* abondants au Villafranchien qui paraissent ne pas dépasser le début du Quaternaire moyen : on rencontre le Guépard pour la dernière fois dans le gisement d'Hundsheim (Autriche) mais on ignore l'âge exact du niveau dont il provient.

Ces Félins villafranchiens sont remplacés en Europe, dès le Mindel-Riss, par ceux appartenant au genre *Felis.*

b. *Jansofelis.*

Auparavant, durant le Mindel, vivait en Europe un Félin de forte taille dont le type provient de la grotte de l'Escale mais qui paraît avoir aussi vécu à Gombaszög en Hongrie.

Ce fossile est caractérisé par sa brachygnathie, une mandibule sans diastème et un crâne ramassé. La conformation de sa cavité glénoïde proche de celle des Hyaenidés permettait des mouvements divers de la mandibule; les dents fortes et larges sont associées à des mandibules relativement frêles mais à fosse massétérienne profonde, ce qui dénote une certaine possibilité de broyer les os. Le squelette paraît lourd et massif, proche de celui de *Megantereon.*

Cette forme n'a pas d'équivalent dans la faune actuelle européenne et il est difficile de la rattacher à une espèce fossile connue : peut-être cependant y-a-t-il une parenté avec les *Sivafelis* du Pliocène supérieur de l'Inde, mais ces derniers sont des fossiles bien mal connus et mal caractérisés.

J'ai pensé qu'il était nécessaire d'isoler cette forme de Félin car elle est un élément original des faunes mindéliennes du Sud-Est de la France et présente au point de vue paléontologique un intérêt certain; je l'ai appelée *Jansofelis vaufreyi.*

Il est probable qu'il s'agisse d'un animal qui a migré au cours du Mindel en Europe et qui n'a pas pu survivre au froid du Mindel supérieur.

c. *Lynx.*

Les Lynx quaternaires, dont j'ai pu étudier un matériel abondant, présentent un grand intérêt et j'ai essayé de reconstituer leur histoire au Quaternaire.

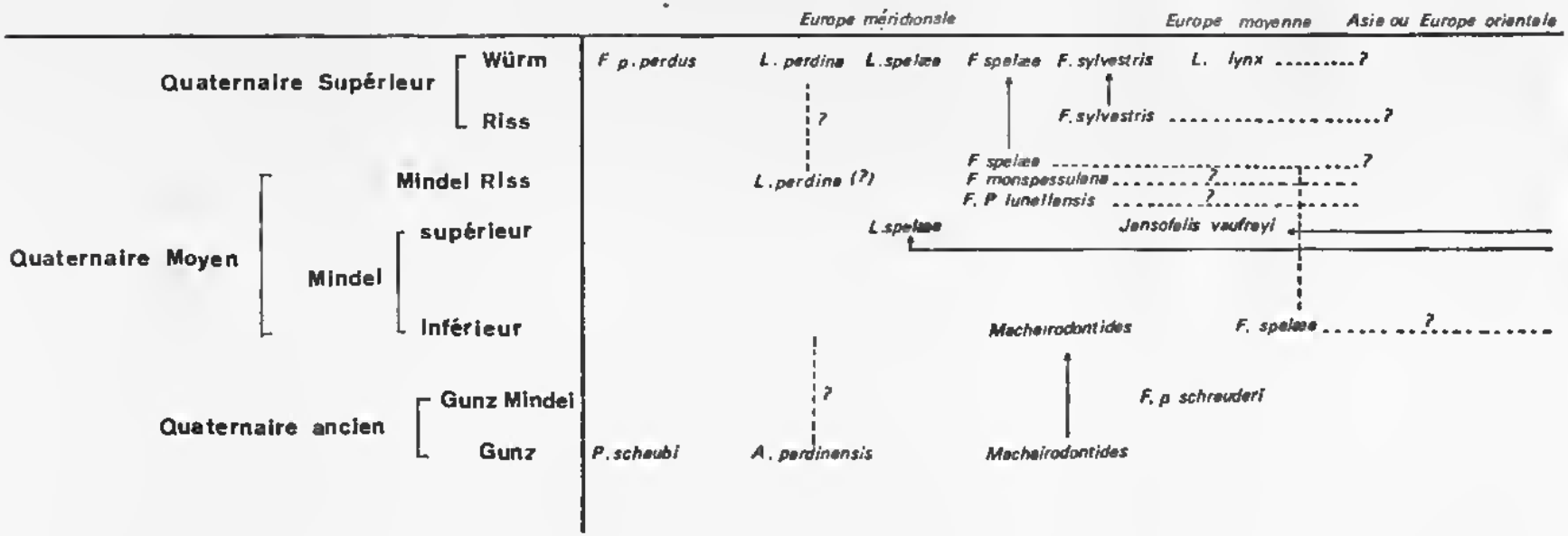
A la fin de la glaciation de Mindel dans le Sud-Est de la France vivait un Lynx de petite taille, plus petit que le Lynx boréal actuel, mais comme lui à dentition archaïque. Il semble assez vraisemblable de rattacher ce Lynx à certains éléments du Val d'Arno supérieur (gisement d'Il Tasso) et à certains éléments d'Olivola [1], mais plus difficile de les rattacher aux Lynx villafranchiens (*Lynx issiodorensis*) dont la dentition est plus évoluée que celle des Lynx de l'Escale. Ces Lynx fossiles du Quaternaire moyen, identiques spécifiquement à ceux du Quaternaire supérieur, sont très différents du *Lynx pardina* actuel et on ne peut les rattacher comme l'a fait M. Boule à cette espèce; il m'a paru plus normal de l'appeler *Lynx spelaea* qui était la dénomination sous-spécifique que lui avait donné cet auteur.

Il paraît là encore assez probable qu'il s'agisse d'une espèce venue de l'Est au cours de la première moitié de la glaciation de Mindel : les gisements que l'on peut placer au début du Mindel n'ont pas livré de Lynx (Abbeville en France, Süssenborn en Allemagne) et par contre on en trouve dans ceux qui se situent au Mindel moyen (Il Tasso, Val d'Arno supérieur).

1. Ces Lynx groupés sous l'appellation de *L. brevirostris* sont en fait des *L. issiodorensis* mélangés à des *L. spelæa.*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 107. — *Répartition géographique et chronologique des différentes formes de Félidés quaternaires en Europe*



Source : MNHN, Paris

Dans le Sud-Est de la France, on peut suivre l'évolution du *Lynx spelaea* au cours du Quaternaire supérieur; il tend, par la disparition du talonide et du métaconide de la carnassière inférieure, vers une ressemblance avec l'espèce *L. pardina* sans jamais se confondre avec lui au point de vue métrique.

Les grands Lynx nordiques (*L. lynx*) représentent un stade évolutif plus archaïque, et sont descendus vers des régions plus méridionales au cours du Quaternaire supérieur (crâne de l'Observatoire?).

Quant aux *Lynx pardina*, il n'apparaît, tel que nous le connaissons dans la faune actuelle, qu'au post-glaciaire; mais une mandibule de Lunel-Viel (Mindel-Riss) permet de penser qu'il a peut-être existé à l'état fossile à une période beaucoup plus ancienne du Quaternaire.

d. *Felis* s.s.

Le Chat sauvage se rencontre rarement à l'état fossile. En France, il est inconnu au Quaternaire inférieur et au début du Quaternaire moyen. C'est au Mindel-Riss, dans le Midi de la France, que l'on rencontre le premier reste de petit Chat sauvage; il s'agit de la mâchoire supérieure trouvée à Lunel-Viel qui appartenait à un animal de petite taille à dentition très évoluée, sans P^2, et auquel j'ai donné le nom de *Felis monspessulana* n. sp.

Les autres gisements du Quaternaire moyen ont livré des restes trop réduits pour permettre de savoir s'ils se rapportent à la même espèce que celle de Lunel-Viel, sauf à Achenheim en Alsace où il existe un Chat très proche de *F. monspessulana*.

Les Chats sauvages du Quaternaire supérieur du Midi de la France sont connus par des restes fragmentaires localisés surtout dans les Alpes-Maritimes; ils se rapprochent de *F. sylvestris* s. sp. *tartessia* décrite par Miller et actuellement localisé en Espagne. Il est de plus forte taille que le fossile du Quaternaire moyen dont il se distingue par la présence constante de P^2.

L'histoire des Panthères remonte plus loin dans le temps : on connaît des Panthères au Quaternaire inférieur : la petite *Panthera schaubi* de Saint-Vallier à museau court et large, la très grosse *Panthera schreuderi* qui atteint la taille du Lion et le *Felis toscana* du Val d'Arno supérieur qui est peut-être apparenté, à la précédente.

Au Mindel-Riss de Lunel-Viel apparaît un Félin de taille un peu plus forte que la Pantbère actuelle qui se distingue de celle-ci par la réduction ou l'absence de P^2, la présence d'une cuspide antérieure à P_3, la résorption moins accentuée de la mandibule au niveau du diastème canine-P3 et la robustesse du squelette. Je l'ai désigné sous le nom de *Felis* (*Panthera?*) *lunellensis* n. sp. A la même période, on connaît d'autres restes de Panthère mais ils sont très rares et mal caractérisés. La mandibule de Mauer, la plus belle pièce connue, paraît présenter une parenté certaine avec le fossile de Lunel-Viel.

Au Quaternaire supérieur et, semble-t-il, dès le Rissien, apparaît la Panthère fossile à P^2 bien développée : *Felis* (*Panthera*) *pardus fossilis*. Localisée de préférence en Europe méridionale, son extension maximum est contemporaine du début du Quaternaire supérieur (Rissien et Riss-Würm). Elle commence à se raréfier dès le début du Würmien et disparaît au Würm III. Elle se distingue de la Panthère actuelle par un plus grand développement relatif de la M_1 par rapport à la P_4. Tant pour les Chats sauvages que pour les Pantbères, il est difficile de dire qu'elle est leur origine pbylétique, mais il est probable qu'il faille rechercher hors d'Europe les ancêtres des Chats sauvages (*F. monspessulana* et *F. sylvestris*) et probablement aussi ceux de *F.* (*Panthera*) *lunellensis*.

Il paraît en être de même pour le grand Chat des cavernes (*Felis spelaea*) qui apparaît au début du Mindel en Allemagne (Mosbach) et n'arrive en Europe méridionale qu'au Mindel-Riss. L'espèce *F. toscana* du Val d'Arno supérieur ne semble pas être une forme ancestrale du *Felis spelaea* car l'évolution de ce dernier au cours du Quaternaire tend vers une diminution régulière de la taille; or *F. toscana* est de taille inférieure aux très grands *F. spelaea* du Quaternaire moyen.

E. Les Mustelidés

1. *Meles*.

Arrivé en Europe au début du Pliocène, le *Meles gennevauxi* de Montpellier se caractérise par sa forte taille et sa dentition primitive et coupante. Au Quaternaire inférieur, le gisement de Saint-Vallier a fourni le type d'une autre espèce (*Meles thorali*) dont les prémolaires sont très développées, la carnassière supérieure est allongée, la M^1 est courte sur sa face externe et possède un fort trigonide. Au Quaternaire moyen, le Blaireau de Lunel-Viel se rattache à la même espèce, mais la tuberculeuse supérieure possède un

Source : MNHN, Paris

talon plus court; aussi ai-je isolé le fossile de Lunel-Viel sous un nouveau nom sous-spécifique : *Meles thorali spelaeus*. A ce titre, le Blaireau est un des rares carnivores villafranchiens qui dépasse le Mindel et atteint la fin du Quaternaire moyen, en Europe méridionale, tout au moins.

A la même période en Allemagne moyenne, par contre, les restca de Blaireaux sont classés comme *Meles meles atavus* par les auteurs germaniques; ces éléments sont trop rares et trop mal caractérisés pour qu'on puisse se faire une idée de leur place systématique exacte, mais il semble bien qu'ils appartiennent à la même espèce que l'actuelle.

Ce n'est qu'au début du Quaternaire supérieur qu'apparaît dans le Midi de la France le vrai Blaircau *Meles meles meles* comparable au Blaireau actuel (crâne rissien de la grotte de Rigabe, Var).

2. *Gulo.*

La succession des différentes espèces de Glouton au Quaternaire se présente différemment. Au Pliocène, *Plesiogulo monspessulanus* du Roussillon, décrit par J. Viret, est un procbe parent du *Pl. brachygnathus* du Pontien de Chine. Cette espèce paraît ne pas avoir survécu aux premières dégradations climatiques de la fin du Pliocène et du début du Quaternaire ancien; on ne connait en effet pas de Glouton qui accompagne les faunes villafranchiennes et il faut attendre le Quaternaire moyen et la glaciation de Mindel pour voir apparaître un autre Guloniné : *Gulo gulo* ssp. *schlosseri*. Décrit en Hongrie par Kormos, retrouvé par Kretzoi à Gombaszög puis par H. Tobien à Mosbacb, le *Gulo gulo schlosseri* est rencontré pour la première fois en France à la grotte de l'Escale; ce gisement a fourni, et de loin, le plus beau matériel fossile relatif à cette espèce. Grâce à la présence d'un crâne et d'os longs, j'ai pu constater que la séparation spécifique entre *Gulo gulo* et *Gulo schlosseri* ne résistait pas à l'examen et que les différences entre le fossile mindélien et l'espèce actuelle n'étaient tout au plus que d'ordre sous-spécifique [1].

L'intérêt biologique des Guloninés de la grotte de l'Escale est de démontrer que cette branche était déjà adaptée à un climat froid au cours de la glaciation de Mindel, ce qui peut expliquer par la suite sa localisation dans les régions froides de l'Europe.

Au cours du Quaternaire, le Glouton réapparaît dans les faunes du Würm III, c'est-à-dire le stade glaciaire le plus froid de la dernière glaciation; il est un compagnon fréquent des faunes à Renne et a envahi la France entière, atteignant l'Espagne (gisement de Leztxiki, J. Altunes, 1967). Dans le Sud-Est de la France, il reste néanmoins un fossile rare (grotte de la Vallescure, grotte des Cèdres et grotte de l'Adaouste); il atteint alors la taille du Glouton actuel dont il paraît ne pas se distinguer.

3. *Martes.*

Le genre *Martes* est connu dès le Quaternaire moyen en Allemagne dans le gisement de Voigstedt, mais les restes sont trop fragmentaires pour permettre une détermination spécifique sûre. Au Quaternaire supérieur, elle est très rare dans le Midi de la France et il cat difficile d'avoir là encore une idée précise sur son appartenance spécifique.

4. *Lutra.*

Le genre *Lutra* est beaucoup plus anciennement connu; dès le Pliocène, on connaît une Loutre de forte taille : *L. bravardi* décrite sur un maxillaire supérieur du gisement de Perrier. Au Quaternaire ancien, le gisement de Villaroya en Espagne a livré le type d'une espèce à grosse carnassière inférieure : L. *sinerizi*; puis au Quaternaire moyen, les gisements allemands ont fourni des restes rares de *Lutra* sp. Seul le matériel de Voigstedt a permis une détermination spécifique : c'est *L. simplicidens* caractérisée par une carnassière inférieure à structure simple et à métaconide puissant. Dans le Sud-Est de la France, au Mindel-Riss, vivait aussi une Loutre dont on ne connaît à l'heure actuelle qu'une carnassière inférieure, indéterminable spécifiquement. Enfin, au Quaternaire supérieur, la Loutre que l'on rencontre de temps à autre dans les gisements préhistoriques paraît ne pas différer de l'espèce actuelle : *Lutra lutra.*

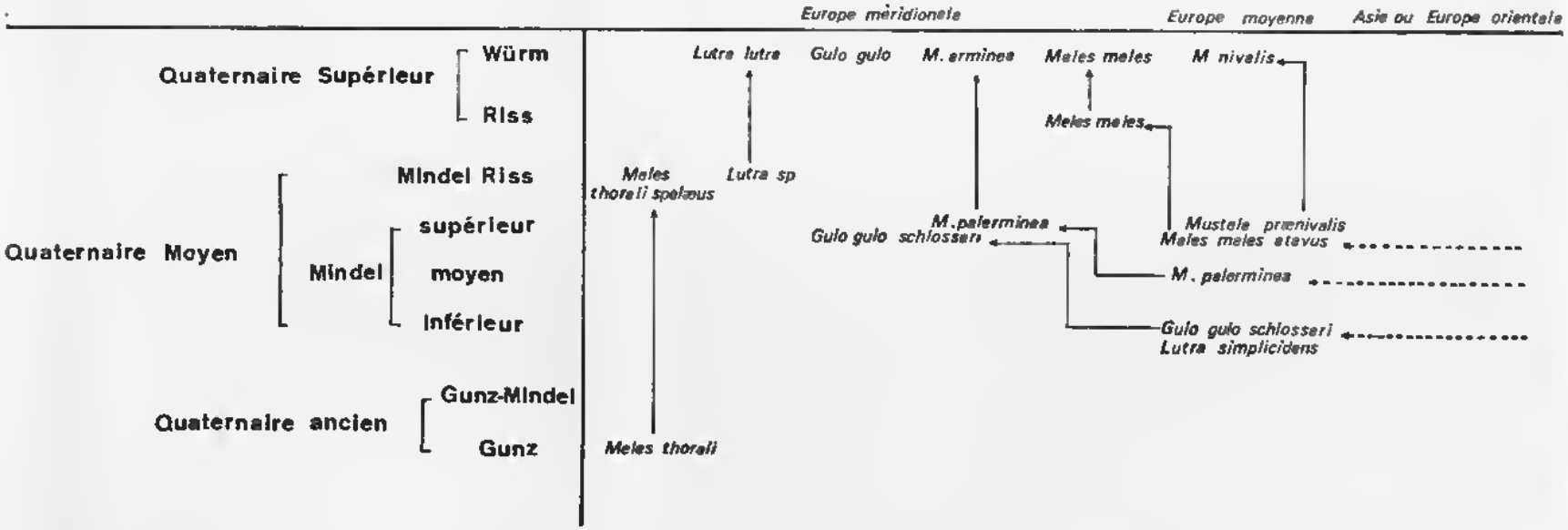
5. *Mustela.*

Le genre *Mustela* se rencontre au Quaternaire moyen en Hongrie, en Allemagne et en France où on le trouve pour la première fois à la grotte de l'Escale. *M. palerminea,* l'Hermine du Quaternaire moyen,

1. Il est possible que le Glouton quaternaire ait des relations phylétiques avec une des nombreuses formes de Gloutons pontiens groupés par P. Teilhard de Chardin sous le nom de *Pl. brachygnathus,* plus probablement la forme *minor.*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 108. — *Répartition géographique et chronologique des différentes formes de Mustélidés* (1) *quaternaires en Europe*



(1) Le genre *Martes* et le *Putois* (*M. putorius*) ne sont volontairement pas représentés sur ce tableau car leur histoire au Quaternaire est trop mal connue.

Source : MNHN, Paris

est caractérisée par la présence d'une P_2 longue, d'une P_4 élargie dans sa partie postérieure et d'une M_2 développée. Sa présence dans le Sud-Est de la France au cours du dernier stade mindélien, est reconnue dans une zone légèrement rubéfiée du niveau H de l'Escale. Il semble que l'on puisse suivre en Hongrie sa transformation en *M. erminea*, l'Hermine actuelle.

La Belette comme l'Hermine, apparaît au Quaternaire moyen en Europe sous la forme *Mustela praenivalis*; elle évolue ensuite en *M. nivalis* que l'on rencontre parfois à l'état fossile au Quaternaire supérieur.

Le Putois (*M. putorius*) est aussi connu en Europe dès le Quaternaire moyen : *M. p. stromeri* de Beremend en Hongrie. Quant au Putois des steppes, actuellement localisé en Russie, on le rencontre parfois en France au Würmien.

Il semble que les petits Mustélidés appartenant au genre *Mustela* soient des migrants asiatiques car l'on connaît en Chine dès le villafranchien des formes très-proches des espèces actuelles.

Ce résumé sur l'histoire des Carnivores durant le Quaternaire montre, d'une part l'importance du Quaternaire moyen dont certaines espèces dureront jusqu'au Quaternaire supérieur (et parfois jusqu'à l'époque actuelle), et d'autre part l'absence de relations (on pourrait presque dire la « cassure ») entre les Carnivores du Quaternaire ancien et ceux du Quaternaire moyen et supérieur : les Carnivores du Quaternaire ancien paraissent rarement subsister au delà de la glaciation de Gunz et ne pas dépasser celle de Mindel.

L'étude de la mise en place des Carnivores du Quaternaire moyen et supérieur permet de mettre en évidence des migrations venant d'Asie qui se sont faites pour la plupart en deux phases : les animaux arrivent un peu plus tôt en Europe moyenne qu'en Europe méridionale où ils apparaissent un ou plusieurs stades glaciaires plus tard. Pour ceux qui se sont réfugiés, ou plutôt qui ont pu subsister, en Espagne durant la fin du Quaternaire ancien, leur migration vers l'Est, probablement contemporaine de périodes interglaciaires ou interstadiaires a été stoppée ou limitée par les vagues de froid de la fin du Mindel. C'est la raison pour laquelle on doit tenir compte de la position géographique des gisements pour attribuer à la présence de telle ou telle espèce de Carnivores une signification chronologique.

Il est cependant incontestable que les Carnivores ne constituent qu'une partie des faunes fossiles, et que l'étude de ce seul groupe ne permet d'avoir une vue satisfaisante que des faunes « froides » dans lesquelles ils dominent; dans les faunes « tempérées » par contre, la grande importance prise par les Artiodactyles relègue les Carnivores à une place plus modeste. C'est pourquoi il est indispensable de prendre en considération les ensembles fossiles dans leur intégralité si l'on veut dresser un tableau cohérent de la succession des faunes de Mammifères durant le Quaternaire.

II. INFLUENCE DES VARIATIONS CLIMATIQUES QUATERNAIRES SUR LES ASSOCIATIONS (BIOCÉNOSES) DE GRANDS MAMMIFÈRES FOSSILES DU SUD-EST DE LA FRANCE.

L'intérêt des faunes du Midi de la France est de présenter un tableau assez complet du déroulement de l'histoire des grands Mammifères depuis la fin du Tertiaire.

A. Faunes antéquaternaires

1. *Pontien.*

Après une stabilité relative des climats miocènes, une première crise climatique apparaît au Pontien et amène certains changements dans les faunes de Mammifères d'Europe occidentale. L'arrivée d'éléments venus de contrées plus ou moins lointaines détermine la formation des faunes Pontiennes qui, bien que présentant une certaine homogénéité, doivent en fait correspondre stratigraphiquement à la fin du Miocène et à l'extrême début du Pliocène.

Dans le Sud-Est de la France, on connaît un gisement de Mammifères pontiens qui a été décrit et étudié par A. Gaudry (1873) à Cucuron (Vaucluse), dans la vallée de la Durance près de la grotte de l'Escale. L'association de Mammifères de cette époque paraît dénoter un climat tempéré, peut-être un peu plus frais que celui qui lui fait suite.

Source : MNHN, Paris

2. *Pliocène moyen.*

Il est représenté dans le Midi de la France par les faunes du *Roussillon* et de *Montpellier*. On considère que les faunes Pliocènes du Roussillon et de Montpellier dénotent un climat tempéré chaud.

Après les faunes de Montpellier on peut placer celles de *Vialette* (Haute-Loire) qui sont de type pliocène, mais « peu enrichies ».

On peut noter l'absence quasi totale des Carnivores de type Villafranchien, mais la persistance du genre *Hyaenarctos* connu dans les sables marins de Montpellier. Il est cependant évident qu'il s'est passé « quelque chose » entre le moment du dépôt des faunes de Montpellier et du Roussillon et de celle de Vialette qui se remarque par sa relative pauvreté; cette pauvreté ressort encore plus lorsque l'on compare la liste des fossiles de Vialette à celle de Perrier-Etouaires qui lui fait suite.

Si l'on reporte sur le Pliocène ce que l'on sait du Quaternaire plus récent, on peut penser qu'il s'agit de phénomènes climatiques et il paraît possible que la pauvreté en espèces de la faune de Vialette soit consécutive à un refroidissement du climat ayant entraîné la disparition de certaines formes pliocènes. Il n'est pas nécessaire pour celà de parler de glaciation, un refroidissement de longue durée pouvant très bien avoir le même résultat.

Il est d'ailleurs hors de doute, d'après les travaux actuels, que le climat a probablement commencé à se détériorer dès le Pliocène moyen.

L'étude palynologique des dépôts pliocènes de la région rhodanienne met en évidence des oscillations climatiques de plus en plus fortes à l'intérieur même du Pliocène moyen et au début du Pliocène supérieur (A. Pons, 1964). C'est la raison pour laquelle on peut penser qu'il a existé différentes phases froides antegunzienne durant la période qui couvre la fin du Pliocène, phases froides dont l'amplification a abouti au déclanchement du phénomène glaciaire.

3. *Pliocène supérieur.*

Les anciens auteurs comme Depéret ou Gervais, frappés par la présence de deux espèces de Mastodontes et celle du Tapir que l'on retrouve dans les faunes du Pliocène supérieur, ont pensé bien faire en intégrant certaines espèces de Carnivores du Pliocène moyen à celles déjà connues dans le Pliocène supérieur du centre de la France (Perrier-Etouaires en particulier). Il s'est avéré depuis que les Carnivores du Pliocène supérieur n'ont que peu de relations avec ceux du Pliocène moyen : l'*Ursus ruscinensis* du Roussillon est différent d'*Ursus etruscus*, *Hyaena donnezani*, de la *Crocuta perrieri*, *Lynx brevirostris* du Roussillon n'a rien à voir avec le grand *Lynx issiodorensis* du Pliocène supérieur [1].

La faune de *Perrier-Etouaires* (P. Bout, 1960) avec sa richesse en espèces, ses nombreux Cervidés, ses Gazelles, sa rareté en animaux steppiques, dénote un milieu forestier sous climat tempéré frais [2].

Il est évident qu'une ou plusieurs vagues de migration ont eu lieu entre les faunes du Roussillon et celles des Etouaires dont la première phase (enrichissement en Cervidés) est visible à Vialette et la seconde (enrichissement en Carnivores) visible aux Etouaires. Avec cette importante migration débute ce que l'on appelle couramment le « Villafranchien », faciès continental qui couvre la fin du Pliocène et le début du Quaternaire.

4. *Importance des faunes villafranchiennes.*

Il y a eu ces dernières années une réaction de la part des géologues stratigraphes qui ont fait remarquer, avec juste raison, que le terme de Villafranchien ne correspondant à aucun étage de la stratigraphie marine et n'avait donc aucune valeur réelle sinon une valeur équivalente (cf. E. Bonifay, 1964). Ce mouvement fut suivi par les paléontologistes car à la suite des travaux de A. Hürzeler, 1966 [3] il s'avère que ce que l'on appelle

1. Travaux de J. Viret.

2. La faune de Rocca-Neyra, un peu postérieure à celle des Étouaires, correspond semble-t-il à un climat plus sec que celui de Perrier-Étouaires, mais reste étroitement apparentée à celle des niveaux inférieurs. Il faut noter l'arrivée d'*E. stenonis* absent à Perrier-Étouaires, à Vialette, à Villafranca d'Asti.

3. D'après A. Hürzeler : « l'ensemble de cette faune de Villafranca d'Asti, en tout cas, est décidément différent des faunes de Senèze et du Val d'Arno superiore et rappelle nettement celle de Vialette, et cette faune de Vialette se rattache beaucoup plus à la faune de Montpellier qu'à celle de Senèze.. le vrai Villafranchien appartient au Pliocène malgré la décision du Congrès international de Géologie de 1948, celà au moins si nous ne voulons pas exclure du Villafranchien, la faune de la « typo-locality », c'est-à-dire de Villafranca d'Asti ».

Source : MNHN, Paris

Villafranchien (faune de Perrier, de Saint-Vallier) est assez différent de la faune de la localité-type de Villafranca d'Asti étudiée par L. Pareto en 1865.

Il devient alors vite facile de dire que « le Villafranchien n'existe pas »; et pourtant le terme de Villafranchien, consacré par l'usage, permet de désigner une succession de faunes à parenté indéniable dont on peut suivre l'histoire depuis les faunes de Vialette ou de Villafranca d'Asti, d'âge Pliocène supérieur; elles continuent à s'enrichir durant le début du Quaternaire ancien, puis s'appauvrissant peu à peu elles disparaissent au début du Quaternaire moyen. Comme toutes les limites biologiques que ce soit dans le monde fossile ou actuel, le Villafranchien ne peut pas être facilement délimité; sa limite inférieure que l'on vient de repousser avec raison dans le Pliocène supérieur reste assez vague car elle correspond à une migration importante mais qui s'est très probablement faite en plusieurs temps; sa limite supérieure aussi est diffuse car, nous allons le voir, il y a un véritable « effilochage » des faunes qui aboutit à l'arrivée des espèces Quaternaires *s.s.* durant la glaciation de Mindel.

Il est donc plus correct de parler seulement de *faunes villafranchiennes* et non de Villafranchien.

B. Faunes quaternaires

1. *Le Quaternaire ancien* (*Gunz et Gunz-Mindel*).

a. *Faune riche en espèce* (Gunz).

La faune de *Saint-Vallier* (Drôme) ne présente plus qu'un seul Mastodonte et un Éléphant; parmi les Cervidés la présence des grands *Euctenoceros* et parmi les Carnivores celle d'une petite Panthère et d'un petit Renard, la différencie des faunes de Perrier. Par contre, on peut souligner que l'on retrouve les *Machairodus*, le Guépard (*A. pardinensis*) l'Hyène de Perrier (*Crocuta perrieri*), et le *Rhinoceros etruscus*.

La place stratigraphique des faunes de Saint-Vallier est contestée : pour certains elles datent du début de la glaciation de Gunz, pour d'autres elles sont contemporaines de celle de Donau. Dans un cas comme dans l'autre on peut penser qu'avec sa richesse en Cervidés la faune de Saint-Vallier se situe avant le maximum de froid, que l'étude des glaciations du Quaternaire supérieur nous a appris être en fin de glaciation [1].

b. *Faune pauvre en espèces* (fin du Gunz).

Après les faunes de Saint-Vallier, on assiste à une disparition progressive d'un certain nombre d'espèces, à un appauvrissement qui s'accentue durant toute la fin du Quaternaire ancien : on peut cependant toujours parler de « faunes villafranchiennes » car la vraie limite paraît dater de la glaciation de Mindel. Ce faciès appauvri du Villafranchien dans lequel les Gazelles ont disparu ou presque, et dans lequel le seul proboscidien présent est *Elephas meridionalis*, peut être représenté par la faune de Leffe (Stehlin) [2] datant du « Villafranchien supérieur » selon J. Viret. Il s'agit probablement de la faune contemporaine de la seconde partie de la glaciation de Gunz, de la partie la plus froide de la glaciation [3].

Il semble en effet, qu'à partir du gisement de Saint-Vallier les géologues soient d'accord pour parler de glaciation, c'est-à-dire de coups de froid successifs de plus en plus forts, coupés d'interstades dont le détail est encore très mal connu. C'est la raison pour laquelle nous allons suivre à partir de maintenant la chronologie glaciaire alpine.

Or, en se basant sur les listes de faune, on peut constater que celle de Leffe n'est pas fondamentalement différente de celle de Saint-Vallier; comme nous l'apprend l'étude des faunes quaternaires plus proches de nous, les effets d'une glaciation sont en général plus importants et ne se bornent pas à faire disparaître une ou deux espèces, mais entraînent aussi un certain renouvellement de la faune, qui n'est pas visible ici.

1. C'est à ce stade, probablement, qu'il faudrait situer la célèbre faune de *Tegelen* (Hollande), mais la différence de latitude m'incite à la plus grande prudence. A. Schreuder (1945) classe la faune de Tegelen dans un interstade de la seconde partie de la glaciation de Gunz et explique l'absence complète des Antilopes par la différence de latitude existant entre la Hollande et les gisements-types du Centre de la France (51° à Tégelen, 46° en Haute-Loire). Cette hypothèse sur la position de Tegelen ne fait cependant pas l'unanimité parmi les géologues et certains pensent que cette faune est encore plus tardive et date de l'inter-glaciaire Gunz-Mindel. De toutes façons, ce qui est important c'est que la faune de Tegelen est encore de type Villafranchien et que son appauvrissement est dû soit à sa position septentrionale, soit à sa position stratigraphique relativement haute à l'intérieur du Quaternaire ancien.

2. H. G. Stehlin, 1930. Die Säugetierfauna von Leffe (prov. Bergamo), *Ecologæ Geologicæ helvetiæ*. Bd. 23, n° 2.

3. S. Venzo (1953) place la faune de Leffe à la fin de la glaciation de Donau car cet auteur ne groupe pas les oscillations climatiques, ce qui aboutit à une chronologie particulièrement longue du Quaternaire ancien.

Pour S. Venzo la disparition du deuxième mastodonte que l'on constate à Leffe est consécutive à une glaciation et ce sont les gisements à Éléphants seuls qui sont d'âge Gunzien; des faunes comme Saint-Vallier sont alors rejetées dans le Donau.

Source : MNHN, Paris

c. *Faunes composites.*

Problèmes des bassins lacustres

On connaît des faunes tardives à *Elephas meridionalis* seul et que l'on place au sommet du Villafranchien : par exemple, Sénèze en France, Olivola en Italie. Dans les deux cas, en plus d'une partie de la glaciation de Gunz ces gisements couvrent aussi une partie de celle de Mindel. Ces faunes posent le problème de la durée de sédimentation dans des bassins lacustres. Si l'on considère la liste de faune d'*Olivola* donnée par A. Azzaroli (1950), il est évident que le dépôt couvre une période assez longue.

L'association de *Mastodon arvernensis* et de *Canis etruscus* (très abondant) est pour le moins surprenante et ne peut s'expliquer que par la durée de la sédimentation : si la majorité de la faune d'Olivola peut être rangée dans le Gunz, pas très loin dans le temps de celle de Saint-Vallier, il paraît normal d'admettre qu'une (petite?) partie des fossiles proviennent de niveaux plus récents (au moins mindéliens). Quant à la liste de Senèze donnée par S. Schaub (1949), elle permet d'émettre les mêmes doutes sur la contemporanéité des différentes espèces; si une partie de la faune est incontestablement villafranchien terminal, disons contemporaine de la glaciation de Gunz, il est très vraisemblable qu'une autre partie soit mindélienne.

C'est la raison pour laquelle je préfère ne pas tenir compte des faunes des bassins lacustres dans l'état actuel de nos connaissances : riches et forts intéressantes au point de vue paléontologiques, elles risquent par contre, en fournissant des espèces provenant de niveaux différents, de fausser nos donnéea chronologiques.

La grotte du Vallonnet (A. M.)

C'est un problème du même ordre mais vu sous un angle différent que pose la grotte du Vallonnet, seul gisement des côtes méditerranéennes françaises a avoir fourni des espèces de la biocénose villafranchienne; la liste de fossiles déterminée par S. Gagnière (1963) comprend :

Elephas meridionalis* Nesti, ** *Dicerorhinus etruscus* Falc., * *Equus stenonis,* Cocchi, * *Hippopotamus* sp., ** *Sus* sp. (de forte taille), ** *Euctenoceros senezensis* Dep., ** *Cervus philisi* Schaub, * *Leptobos* sp., * *Bos* cf. *primigenius* Boj., ** *Nemorhoedus philisi* Schaub, * *Canis* cf. *lupus* L. d'assez forte taille, *** *Ursus* cf. *arctos* L., * *Crocuta perrieri* Cr. et Job., * *Acinonyx pardinensis* Cr. et Job., * *Felis* cf. *leo* (de taille inférieure à *F. spelaea*), * *Felis* sp., * *Monachus albiventer* Bodd., * *Hystrix refossa* Gervais, * *Testudo* sp., * *Macacus* sp. [1].

L'association pour le moins étonnante de l'Élépbant méridional et de l'Ours brun (une des dernières espèces de Carnivores immigré en Europe au Quaternaire supérieur : Riss ou Riss-Würm), de *E. stenonis* et de *Felis* cf. *leo* (le cheval de Stenon est généralement accompagné de Machairodontidés), de Cervidés typiquement villafranchien comme *Cervus Philisi* ou le genre *Nemorhoedus* avec un *Canis* cf. *lupus* de forte taille (la taille du Loup fossile n'atteignant celle du Loup actuel qu'au Rissien), pose le problème de la contemporanéité de ces diverses espèces. Ce n'est pas comme dans le cas des bassins lacustres une question de durée de sédimentation, la hauteur du remplissage du Vallonnet n'excédant pas un mètre, mais un problème de mode de dépôt et de mise en place des fossiles qu'une étude sédimentologique et paléontologique précise pourrait peut-être résoudre. (E. Bonifay, 1964; C. Guérin, 1966.)

Dans ce bref résumé [2] on peut voir que l'histoire des Mammifères au Quaternaire ancien en Europe méridionale, est caractérisée par un enrichissement progressif qui débute dès le Pliocène supérieur, puis par un appauvrissement qui fait disparaître peu à peu les espèces de l'ensemble villaffanchien.

d. *Faune de l'interglaciaire Gunz-Mindel.*

Les faunes de l'*interglaciaire Gunz-Mindel,* qui datent de la fin du Quaternaire ancien, sont caractérisées par leur pauvreté. Dans le Gard, le célèbre gisement de *Durfort* n'a fourni en tout et pour tout que 7 ou 8 espèces, dont le squelette d'*Elephas meridionalis* exposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

1. * rare; ** quelques individus; *** abondants.

2. J'ai volontairement laissé de côté dans cet exposé de nombreux gisements connus et importants : Villaroya en Espagne dont l'étude paléontologique a été reprise par M. Crusafont Pairo, le Val d'Arno en Italie qui avec ses deux niveaux (Val d'Arno inferiore et Val d'Arno superiore) couvre la fin du Pliocène, le Quaternaire ancien, une partie du Quaternaire moyen et dont certaines couches sont probablement du Quaternaire supérieur, les gisements de Roumanie étudiés par R. M. Samson et C. Radulesco qui promettent de fournir un très bel ensemble cohérent d'ici quelques années, certains gisements de Hongrie qui sont déjà géographiquement bien éloignés de la zone qui nous intéresse et dont la stratigraphie reste à faire, enfin les nombreux gisements « villafranchiens » du Velay dont une étude approfondie est actuellement en cours.

Source : MNHN, Paris

D'après A. Gaudry (1893), à côté d'*Elephas meridionalis* Nesti, il y a : *Hippopotamus amphibius* Major, *Rhinoceros* proche de *R. leptorhinus*, une phalange d'Equidé, *Bos.* aff. *etruscus*, un Cervidé de la taille du Daim, un Cervidé de la taille du *Megaceros* et peut-être un Canidé.

Dans le Var, un gisement de même âge, découvert récemment à *Besse-sur-Issole*, a fourni à côté d'éléments du squelette d'un *Elephas meridionalis*, deux tibias de grands Bovidés et une phalange de Cerf. De même les travertins lacustres de Marseille, d'âge Gunz-Mindel ont fourni des dents d'*Elephas meridionalis*.

Dans un cas comme dans l'autre, il s'agit de marécages où les animaux sont morts enlisés; probablement cela explique-t-il l'absence totale des Carnivores plus aptes à se sauver avant d'être ensevelis dans la boue.

2. *Le Quaternaire moyen* (*Mindel et Mindel-Riss*). .

La glaciation de Mindel est mal connue, on ignore le nombre exact de stades qu'elle comporte mais actuellement il semble qu'il faille envisager quatre ou plutôt cinq stades glaciaires, les trois derniers étant très froids. Nous diviserons ainsi le Mindel en Mindel inférieur (I et II?), moyen (III?) et supérieur (IV et V?).

a. *Faune du Mindel inférieur de France.*

Les faunes du Mindel inférieur ne sont actuellement pas connues dans nos régions, sauf celle de *Cimay* (Var) [encore à l'étude], alors qu'elles sont abondantes ailleurs.

La très belle faune de *Saint-Prest* près de Chartres (E.-et-L.) dont la richesse en Cervidés évoque incontestablement la proximité, dans le temps, d'un interglaciaire, date probablement de la fin de l'interglaciaire Gunz-Mindel ou du début du Mindel. De nombreux auteurs se sont intéressés aux fossiles de Saint-Prest : Laugel (1862), Gaudry (1876), Depéret (1909), Steblin (1912), Azzaroli (1953) et plus récemment Bourdier et Lacassagne (1963); ce dernier travail n'a malheureusement pas apporté autant de données nouvelles, en ce qui concerne la Paléontologie, que ce que l'on aurait pu espérer.

La liste de la faune de Saint-Prest s'établit comme suit :

Elephas méridionalis Nest., *Elephas antiquus* Falc., *Dicerorhinus etruscus* Falc., *Rhinoceros leptorhinus* Cuv. (?), *Equus stenonis* Cocchi, *Hippopotamus major* Cuv., *Cervus carnutorum* Laugel (?), *Cervus* (*Euctenoceros*) *falconeri* Dawkins, *Cervus* (*Eucladoceros*) *ardeus* Cr. et Job., *Bos* ou *Bison*, *Ursus arvernensis* Cr. et Job., *Trogontherium boisvilletti* Laugel.

Stehlin, qui regrettait de ne pas pouvoir reprendre l'étude des Cervidés de Saint-Prest, considérait comme sûre la présence de *Megaceros Dupuisi*, *Alces latifrons* et *Cervus elaphus* L.

La pauvreté des Carnivores dont la présence est limitée au seul « *Ursus arvernensis* », probablement un *Plionarctos*, est tout à fait anormale en regard de l'abondance des Artiodactyles. Il est probable que l'apport de matériel nouveau compléterait cette liste.

La présence du Cheval de Stenon, du *Rhinoceros etruscus*, de l'*Elephas meridionalis*, espèces que l'on suit au cours du Quaternaire ancien, rattache incontestablement cette faune à celles de type villafranchien; par contre, l'arrivée de l'Éléphant antique, des Megaceridés et de l'Hippopotame la rapproche des autres faunes mindéliennes du genre de celle d'Abbeville; leur présence dénote un enrichissement consécutif à l'interglaciaire Gunz-Mindel.

La faune d'*Abbeville* dans le Nord de la France, provient des marnes grises probablement contemporaines d'un interstade du début du Mindel (Mindel I-II). Célèbre par son outillage paléolithique le gisement de la Porte du Bois mériterait de l'être aussi par la faune qu'il renferme, mais une révision paléontologique serait indispensable. D'après M. Boule *in* V. Commont (1910), puis d'après Pontier *in* H. Breuil (1940) les marnes grises auraient fourni :

A la base *Elephas antiquus* et *Elephas meridionalis*, au sommet *Elephas antiquus* et *Elephas primigenius*, des dents d'*Equus stenonis* proviendraient des sables au-dessus des marnes grises, *Rhinoceros etruscus*, *Hippopotamus major*, *Sus scrofa* race ancienne, *Cervus solilhacus* (Megaceridé), *Cervus* (*Dama*) *somonensis*, *Cervus elaphus*, *Bos* cf. *elatus*, *E. caballus*, *Machairodus latidens*, Belette, coprolithes d'Hyènes (l'Hyène d'Abbeville a été rapprochée par Gaudry d'*Hyaena brevirostris*), *Lepus*, Oiseaux, *Ursus* de petite taille, *Cervus canadensis* et *Cervus belgrandi*: selon M. Boule il y aurait aussi : *Cervus capreolus*, *Rhinoceros mercki*, *Rhinoceros leptorhinus* et *Equus* de petite taille qui sont des éléments douteux probablement d'une origine différente de l'ensemble des marnes grises.

Source : MNHN, Paris

Incontestablement plus riche en Cervidés que les faunes du Mindel moyen et supérieur, la faune d'Abbeville représente probablement le résultat d'un premier refroidissement par rapport à l'ensemble précédent; elle se rapproche de la faune de Saint-Prest par la présence de l'Éléphant antique et de l'Éléphant méridional, celle de l'Hippopotame, du Cerf elaphe et d'un petit Ours. La présence de quelques espèces est aussi très caractéristique : *Ursus* sp. de petite taille qui fait penser à la présence d'un *Plionarctos*, *Crocuta* cf. *brevirostris*, *Machairodus* et *Megaceros*.

On retrouve certaines de ces espèces dans la liste de faune du gisement de *Sinzelles* (Haute-Loire). D'après Aymard (1846), M. Boule (1892-1893), Ch. Depéret, Mayet et Roman (1923) et P. Bout (1960) la faune de Sinzelles se compose de :

Crocuta brevirostris Aymard, *Machairodus* cf. *crenatidens* Fabr., *Equus stenonis* Cocchi, *Rhinoceros etruscus* Falc., *Hippopotamus major* Cuv., *Cervus* (*Axis*) *pardinensis* Cr. et Job. (= ? *C. elatus* Aymard), *Cervus* sp., *Leptobos* (= *Bos elatus* Cr. et Job.), *Elephas meridionalis* Nesti, *Felis* sp., (*Lynx ?*) et *Canis* sp.

Les fouilles de ce dernier gisement ont été reprises en août 1967 par E. Bonifay et ont permis d'établir l'âge relativement récent (Mindel inférieur) de cet ensemble paléontologique.

C'est à la fin du Mindel inférieur (ou au Mindel moyen?) que je placerai volontiers la faune de *Rosières* (Cher) étudiée par H.G. Stehlin (1914); elle comprend :

Rhinoceros etruscus ou *Mercki*, *Equus* cf. *stenonis major*, *Sus* sp. (*strozzi* ou *scrofa?*), *Bos* sp., *Megaceros Dupuisi*, *Cuon Stehlini*, *Lynx* sp., de forte taille.

La faune de Saint-Prest que je classe aussi dans le Mindel inférieur est infiniment plus riche en Artiodactyles que la gravière de Rosières mais on peut penser que si Saint-Prest date du début du Mindel inférieur, le gisement de Rosières peut en être séparé dans le temps par un ou deux stades glacaires, ce qui explique sa pauvreté relative. L'association du *Megaceros* et du *Sus* (présent à Abbeville) prend sa véritable signification : l'un est un des Cervidés le plus caractéristique du Mindel en Europe et l'autre peut n'être qu'une relicte de l'interstade précédent.

b. *Caractéristiques des faunes du Mindel inférieur de France.*

En groupant les faunes de Saint-Prest, d'Abbeville, de Sinzelles, dans le Mindel inférieur, il faut souligner qu'elles ont une certaine parenté due à la présence chez les Carnivores d'un Ursidé de petite taille (*Plionarctos?*) et de l'Hyène *Crocuta brevirostris*; chez les Artiodactyles, l'apparition des *Megaceros* que l'on n'avait pas rencontré au Quaternaire inférieur ainsi que celle de l'Hippopotame et de l'Éléphant antique est très caractéristique; ces différentes espèces sont associées au *Rhinoceros etruscus*, à *Elephas meridionalis*, à *Equus stenonis* et à des restes de Machairodontidés que la glaciation de Gunz n'a pas réussi à éliminer, mais dont il semble que ce soit la dernière apparition en France. L'absence ou la rareté de Canidés du genre *Canis* ou *Vulpes*, et des Lynx est aussi un trait caractéristique : cela montre que ces ensembles se situent après les faunes à *Nyctereutes* et à *Lynx issiodorensis* du Gunz et avant celles à *Canis etruscus*, *Vulpes* et *Lynx spelaea* du Mindel final [1].

c. *Faunes du Mindel inférieur d'Europe moyenne.*

Il est certain que si l'on tient compte uniquement des faunes françaises, on serait tenté de situer la fin du Quaternaire ancien et des faunes villafranchiennes au milieu de la glaciation de Mindel puisque les faunes du Mindel supérieur (du type de l'Escale) ne comportent plus d'éléments de la biocénose villafranchienne. Les géologues, cependant, situent le début du Quaternaire moyen au début de la glaciation de Mindel, ce qui est une limite plus stable et plus sûre : en effet, nous voyons les associations de faunes se défaire plus rapidement dans les zones Nord-Européennes (où les détériorations climatiques ont été plus accentuées et plus brutales) que dans les régions du Sud de l'Europe (Espagne, par exemple) [2].

1. Une fois de plus cette limite n'est pas absolue, puisque nous connaissons un *Canis* à Sinzelles et un Lynx à Rosières.

2. C'est ainsi que le groupe des Gazelles Pliocènes périclite assez vite en France où elles sont déjà peu nombreuses au début du Quaternaire ancien (Saint-Vallier) et pratiquement disparues à une période qui paraît correspondre à la fin du Gunz; E. Heintz (1966) les signale, au contraire, encore abondantes dans les gisements d'Espagne à faune villafranchienne : « l'abondance de *G. torticornis* à Villaroya et celle un peu moindre à la Puebla de Valverde s'opposent au faible nombre de spécimens livrés par les gisements français. D'une façon plus générale, on constate aussi que les Bovidés sont abondamment représentés dans les gisements d'Espagne, alors

Source : MNHN, Paris

Au contraire, les niveaux du Mindel inférieur d'Allemagne aux faunes célèbres (Mosbach, Süssenborn et Voigstedt) ne comportent pratiquement plus d'éléments villafranchiens mais une masse de nouveaux venus qui n'avaient pas encore atteint l'Europe méridionale à cette époque.

La faune de *Voigstedt* en Thuringe a permis aux paléontologistes allemands de publier une très belle monographie en 1965.

La présence de l'Éléphant méridional et une certaine pauvreté en grands mammifères poussèrent les chercheurs germaniques à situer cet ensemble à la fin du Quaternaire ancien ou à l'extrême début du Quaternaire moyen, c'est-à-dire à la fin de l'interglaciaire Gunz-Mindel ou au début du Mindel.

Les faunes mindéliennes qui font suite à la faune de Voigstedt en Europe centrale, sont par contre bien différentes et caractérisées par l'extension de l'association arctique à *Mammonteus* (*M. trogontherii*) *Coelodonta*, *Rangifer* (*R. arcticus stadelmanni* Kalhke) et *Ovibos* (*O. moschatus süssenbornensis* Kalhke) dont certains éléments se rencontrent dès le début du Mindel. Le meilleur exemple en est la faune des graviers supérieurs de *Süssenborn* publiée récemment par H.D. Kalhke et attribuée au Mindel inférieur (Mindel I) :

Talpa sp., *Citellus* sp., *Castor fiber* L., ? *Trogontherium cuvieri* Fischer, Arvicolidés, *Glis glis süssenbornensis* Söergel, *Canis* ex. aff. *mosbachensis* Sörgel, *Ursus deningeri* v. Reich., ? *Martes* cf. *mortes sive foina* L., *Meles* cf. *meles* L., *Lutra* cf. *lutra* L., *Hyaena brevirostris* Aymard, *Crocuta* ex. aff. *crocuta* Erxleben, *Homotherium* ex. aff. *crenatidens* Fabr., *Mammonteus trogontherii* Pohlig, *Equus* (*Allohippus*) *süssenbornensis* Wüst, *Equus* ex. aff. *germanicus* Nehring. *E.* ex. aff. *hemionus fossilis* Nehring, *Dicerorhinus etruscus* Falconer, *Sus scrofa* L., *Orthogonoceros verticornis* Dawkins, *Orthogonoceros* sp., *Dolychodoryceros süssenbornensis* Kalhke, *Cervus acoronatus* Beninde, *Rangifer* sp., *Alces latifrons* Johnson, *Capreolus süssenbornensis* Kalhke, *Bison priscus süssenbornensis* Standiger, *Ovibos* cf. *moschotus* Zimmermann, *Soergelia elizabethae* Schaub.

Cette faune présente à côté d'espèces du Quaternaire ancien, comme le genre *Homotherium* et le *Rhinoceros etruscus*, de nombreuses espèces « nouvelles venues » comme *Mammonteus trogontherii* et *Eq.* ex. aff. *germanicus* qui sont les ancêtres des chefs de file de la faune du Quaternaire supérieur. Comme dans les gisements français du début du Mindel, on remarque la présence d'*Hyaena brevirostris* et de *Ursus deningeri*, mais il faut se garder d'attribuer en Allemagne la même valeur caractéristique aux Megaceridés car ceux-ci font partie des faunes du Quaternaire ancien contemporaines du Gunz [1].

La faune des niveaux moyens de *Mosbach* est aussi contemporaine du Mindel inférieur mais un peu plus tardive : H.D. Kalhke la rapporte au début du Mindel II.

Nous retrouvons le grand *U. deningeri* ici accompagné du petit *Plionarctos* si caractéristique, deux Proboscidiens dont l'Éléphant antique, le Rhinoceros etrusque, les Megaceridés et les Bisons des steppes; comme à Rosières, il faut remarquer la présence du grand Cuon, *C. stehlini*, fossile éphémère qu'on ne rencontre plus dans les faunes post-mindéliennes.

d. *Caractéristiques des faunes du Mindel inférieur d'Europe moyenne.*

Ainsi les faunes du Mindel inférieur allemand sont-elles remarquables par un renouvellement important et en particulier l'arrivée d'espèces arctiques (Mammouth, Renne et *Coelodonta*) qui n'ont pas encore envahi la France à cette même période, mais que l'on verra apparaître seulement au Quaternaire supérieur dans nos régions. A ma connaissance, il n'existe pas en Europe moyenne, au début du Mindel, l'équivalent de nos faunes françaises plus conservatrices.

e. *Faunes du Mindel supérieur de France.*

Le Mindel supérieur a été ignoré jusqu'à ces dernières années et c'est en étudiant la faune de la *grotte de l'Escale* que je me suis aperçue de son importance. Comme pour les ensembles fossiles classés à la fin

qu'en France se sont les Cervidés qui prédominent. Il semble donc qu'au cours des temps villafranchiens l'Espagne et la France formaient deux provinces climatiques, dont les faunes, identiques spécifiquement, différaient seulement par la fréquence relative des espèces ».

Il est facile d'attribuer ces « deux provinces climatiques » aux effets des vagues de froid, plus importants sur les faunes françaises que sur les faunes espagnoles.

Ceci avait été remarqué par M. Crusafont (1960) pour les Proboscidiens et en particulier l'*Elephas antiquus* qui vivait encore en Espagne pendant la glaciation würmienne.

1. La première apparition du genre *Megaceros* se situe en Angleterre, dans le Weybourn Crag où il est accompagné de *Mastodon arvernensis*.

Source : MNHN, Paris

du Riss ou à la fin du Würm, c'est une faune « froide », caractérisée par la présence de nombreuses espèces de Carnivores et en particulier celle du *Canis etruscus*.

Là encore, il faut remarquer que la stratigraphie est d'importance capitale, car les espèces tempérées (Cervidés, Tortues et Sanglier) sont localisées dans le dernier interstade mindélien.

La liste de la grotte de l'Escale est la suivante [1] :

Composition de la faune	Niveaux				
	A	B1 et ravinement	B C D E F	G	H I J
Ursus deningeri v. Reich			×		
Lynx spelæa M. Boule			× × ×	×	×
Jansofelis n. g. *vaufreyi* n. sp.			× ×		
Canis etruscus F. major			× × × ×		×
Vulpes præglacialis Kormos			×		×
Cf. *Cuon stehlini* Thenius			×	×	
Vulpes vulpes jansoni n. ssp.			×		×
Hyæna prisca de Serres			×		×
Meles sp					×
Mustela palerminea Petenyi					×
Gulo gulo schosseri Kormos					×
Dicerorhinus cf. *merki* Jag			×	×	
Hemitragus sp			× × × × ×	×	×
Mégaceros sp			×	×	
Sus sp				×	
Cynomorphe			×	×	
Reptile (*Testudo*)				×	
Age :	Mindel moyen	Interstade	Mindel supérieur ancien	Interstade	Mindel supérieur récent

Bien que les fouilles de la grotte de l'Escale soient loin d'être terminées et que les Artiodactyles soient encore en cours d'étude, quelques faits principaux ressortent. La présence du grand Ours (*U. deningeri*) associé au *Cuon* cf. *stehlini*, au *Canis etruscus* et au *Megaceros* rapproche cette faune de celles du début du Mindel connues en France et en Allemagne, ainsi d'ailleurs que les restes de Cymomorphes. Par contre les Vulpidés et les Lynx donnent un air de parenté avec les faunes du Quaternaire supérieur; cet aspect est d'ailleurs assez faux car les Vulpidés par exemple, sont les ancêtres de ceux que nous rencontrons au Quaternaire supérieur mais représentent un stade sous-spécifique archaïque. Le caractère propre de la faune est donné par *Hyaena prisca*, *Hemitragus* sp. et *Jansofelis vaufreyi* qui paraissent marquer les phases terminales du Mindel et, *Hyaena prisca* exceptée, ne pas dépasser de beaucoup celles-ci dans le temps.

L'intérêt de cette faune est avant tout d'avoir été recueillie en stratigraphie et d'apporter des éléments nouveaux au sujet de la fin du Mindel.

La principale remarque est relative à la présence d'une association « froide », tout à fait originale et inconnue à ce jour; au début du Mindel, nous avons constaté la première apparition du Renne accompagné du Mammouth et du *Coelodonta* en Europe moyenne; or, les niveaux de la grotte de l'Escale, bien que correspondant à une période aussi très froide, nous ont livré une association à Thar (*Hermitragus*) et à *Canis etruscus* dominants. En ce qui concerne le Thar, il est probable qu'il n'a jamais existé en Europe moyenne,

1. De très nombreux restes d'Insectivores, de Rongeurs, d'Oiseaux et de Batraciens sont actuellement à l'étude. Les niveaux A et J ne sont pas stériles mais ils sont en cours de fouilles et les fossiles ne sont pas encore étudiés.

Source : MNHN, Paris

par contre le *Canis etruscus* était déjà présent mais très rare au début du Mindel en Allemagne. Il semble donc que les faunes de la zone périméditerranéenne aient commencé à se singulariser dès le Quaternaire moyen et ce phénomène n'a fait que continuer jusqu'à la période actuelle incluse.

La faune de l'Escale comble un vide qui pouvait paraitre jusqu'alors inexplicable. Ce n'est pourtant pas la première fois que l'on rencontre une association semblable. Mais jusqu'à maintenant les gisements connus étaient relativement mal localisés dans le Quaternaire.

Le remplissage de certaines *grottes pyrénéennes* est probablement contemporain de celui de la grotte de l'Escale. La brèche de *Montmaurin* a fourni à M. Boule en 1902 : *Rhinoceros Mercki*, *E. caballus* de forte taille, *Sus scrofa*, *Bos* sp. *Cervus elaphus*, *C. lupus* (ou *C. etruscus*?) *Ursus spelaeus* (?), *Hyaena prisca*, *Machairodus latidens* et du *Castor*. Si la faune est homogène, la présence d'*Hyaena prisca* associée au *Machairodus*, au Sanglier, à quelques restes de *Canis* et à un grand Ours, lui confère un aspect mindélien. Je ne pense pas qu'il s'agisse d'une faune du début du Mindel à cause de la rareté des Cervidés, ni d'une faune de la fin du Mindel à cause de son caractère tempéré, je la classerai plutôt à un stade ou à un interstade du Mindel moyen.

Le gisement d'*Es-Taliens* n'a pas fourni suffisamment de restes pour permettre une hypothèse de datation précise mais il est probablement mindélien d'après H. Alimen (1964), ce que paraît confirmer la présence d'*Hyaena prisca* accompagnée de restes de grands Bovidés, Cerf (elaphe?), petit Cervidé, Fouine, Renard et *Canis;* ces deux dernières espèces m'inciteraient à classer Es-Taliens dans la partie supérieure du Mindel [1].

f. *Faunes du Mindel supérieur d'Europe.*

Dans le cas du *Val d'Arno* supérieur (Italie) le problème stratigraphique posé par des fossiles dont on ignore la plupart du temps la provenance exacte est difficile à résoudre. Cependant les travaux récents de G. Luttig (1958-1959) démontre de façon à peu près certaine qu'il existe des niveaux déposés sous climat froid et il semble qu'ils correspondent aux localités ayant fourni de nombreux restes de *Canis*. L'auteur définit deux types de fossiles, ceux de type *a* à caractère subtropical, et ceux de type *b* à caractère froid; or ceux-ci sont localisés à la partie haute des couches de la série de Ville d'où provient la majeure partie des *Canis* du Val d'Arno.

Le problème du *Val di Magra* (Olivola, Italie) est comparable et avant tout d'ordre stratigraphique.

Par contre, le gisement d'*Hundsheim* (Autriche) a l'intérêt de faire en ce moment l'objet d'une révision minutieuse par les paléontologistes autrichiens, le travail de W. Freudenberg (1914) étant largement dépassé.

En Hongrie, la faune de *Gombaszög* a été étudiée récemment par M. Kretzoi (1938-1941); malgré une nette tendance de l'auteur à utiliser une nomenclature très personnelle, certains liens de parenté, avec la faune de la grotte de l'Escale d'une part et celle d'Hundsheim d'autre part, ressortent : l'abondance des *Canis* dans les trois gisements, la présence sûre d'*Hemitragus* à Hundsheim, et probable à Gombaszög [2], celle certaine du grand Ours (*U. deningeri*) sont autant de caractères communs. Par contre, le *Canis* d'Hundsheim est de type archaïque (*a* de l'Escale) et il est accompagné d'*Acinonyx* et de *Machairodus* qui sont absents en Provence à la fin du Mindel; il manque les Lynx qui sont abondants à l'Escale; ceci paraît indiquer une population que l'on situerait avant le niveau B de l'Escale; mais peut-être y-a-t-il plusieurs niveaux à Hundsheim et le remplissage couvre-t-il aussi une partie du Quaternaire ancien; ceci expliquerait la présence tout à fait exceptionnelle de l'*Acinonyx* au Quaternaire moyen.

g. *Caractéristiques des faunes du Mindel supérieur.*

Ce qui apparaît à l'observation attentive, c'est la *localisation en Europe méridionale de ces faunes à Canis.* On peut se demander si ce même type de faune existe en Europe centrale et septentrionale et si les glaciers n'ont pas repoussé les animaux de part et d'autre de l'Europe moyenne; il semble, dans l'état actuel de nos connaissances, qu'il existe une lacune couvrant les stades les plus froids de la glaciation de Mindel dans ces régions. La première conséquence de cette observation est que des espèces comme le Thar, absent

1. Il faudrait aussi sûrement placer dans la partie supérieure du Mindel certaines faunes de Hongrie étudiées par T. Kormos et M. Kretzoi mais l'équivalence exacte du Biharien dans la chronologie glaciaire alpine n'est pas claire et, de toutes façons, ces gisements n'ont en général fourni qu'une majorité de restes de micromammifères qui ne font pas l'objet de ce travail.

2. *Capræ* sp. selon M. Kletzoi.

Source : MNHN, Paris

des faunes du Mindel inférieur d'Europe, ont probablement dû être obligées de contourner l'arc alpin par le Sud pour pouvoir atteindre le Midi de la France. Par contre les *Canis*, si caractéristiques, paraissent avoir gagné le Sud de l'Europe par les grandes plaines du Nord puisque nous avons vu qu'ils existaient dès le début du Mindel en Allemagne, alors qu'ils n'avaient pas encore atteint la France à la même période.

Une seconde conséquence est que les voies de migration étant coupées (ou tout au moins que la traversée des Alpes n'étant pas à la portée de toutes les espèces), le vide créé par les vagues de froid mindéliennes et un certain manque de concurrence vitale ont probablement facilité la *réapparition et l'expansion momentanée d'espèces endémiques* connues au Pliocène dans ces mêmes régions et qui avaient pu se maintenir entre temps dans des zones privilégiées. Les *Plionarctos* d'abord, *Hyaena prisca* et les grands Renards ont été probablement les premiers bénéficiaires de cette situation anormale.

h. *Faunes interglaciaires Mindel-Riss de France.*

Il est probable que ce déséquilibre n'a pas duré très longtemps et le grand interglaciaire Mindel-Riss a succédé aux bouleversements climatiques de la glaciation de Mindel.

Grâce à la très riche faune de Lunel-Viel (Hérault) on peut avoir actuellement une idée assez nette de ce qu'a apporté ce long « repos » climatique dans les zones méditerranéennes. Les fouilles de ce gisement ont été reprises par E. Bonifay en 1962, elles ont fourni :

Grands bovidés (abondants), *Sus* sp., *Cervus elaphus* (abondants), *Euctenoceros mediterraneus* n. sp. (abondant), *Capreolus* cf. *süssenbornensis* (rare), *Dicerorhinus* cf. *mercki*, *Equus caballus* L. (abondant), *Equus hydruntinus* Reg. (fréquent), *Cuon priscus* Thenius (rare), *Canis lupus* L. *lunellensis* n. ssp., *Vulpes vulpes* L. (rare), *Felis* (*Lynx*) *spelaea* M. Boule, *Felis* (*Lynx*) cf. *pardina* (rare), *Felis spelaea* Goldf. (rare), *Felis monspessulana* n. sp. (rare), *Felis* (*Panthera*) *lunellensis* n. sp. (rare), *Ursus* cf. *deningeri* (rare), *Crocuta spelaea* Goldf. *intermedia* de Serres (abondant), *Hyaena prisca* de Serres, *Mustela palerminea* Petenyi (rare), *Lutra* sp. (rare), *Meles thorali* Viret *spelaeus* n. ssp.

De nombreux restes de Lagomorphes, des plaques de tortues en abondance, Oiseaux et Rongeurs rares.

Toutes les couches fossilifères fouillées se sont déposées durant le grand inter-glaciaire Mindel-Riss, mais certaines variations dans la composition de la faune sont déjà visibles. Les niveaux moyens 4-5 et 6 sont caractérisés par l'abondance des plaques de tortues et la grande fréquence d'*Equus hydruntinus*. Les Félins comme *Felis* (*Panthera*) *lunellensis* n. sp. et *Felis monspessulana* n. sp. paraissent plutôt localisés dans les niveaux inférieurs, le remplacement des *Euctenoceros* par *C. elaphus* se fait progressivement du bas vers le haut et les restes d'*Hyaena prisca* sont plus nombreux dans la partie inférieure du remplissage alors qu'au sommet ils sont rares. Lorsque l'étude monographique de la faune de Lunel-Viel sera terminée, je pense qu'il sera possible de situer assez précisément à quel moment les nouveaux venus (*Crocuta spelaea*, *Cervus elaphus*, *Felis spelaea*) ont supplanté les espèces archaïques (*Hyaena prisca*, *Euctenoceros*) et quand se situe la brève apparition de certaines espèces qui ne se sont pas adaptées au milieu méditerranéen (*Cuon priscus*, *Felis* (*Panthera*) *lunellensis*, *Felis monspessulana*). Enfin, les Cervidés de Lunel-Viel démontrent à quel point la situation géographique d'un gisement est importante : H. D. Kalbke considère comme caractéristique du début du Quaternaire moyen d'Europe septentrionale les faunes sans *Euctenoceros* [1]; or en Europe méridionale nous les voyons subsister jusqu'à la fin du Quaternaire moyen; il reste à trouver dans quelle zone refuge ils ont pu se conserver durant la glaciation de Mindel.

Un autre gisement français est vraisemblablement inter-glaciaire, celui de *Montsaunès* dans les Pyrénées. La faune publiée par E. Harlé en 1894, contient : « Magot, Ours de grande taille (probablement *U. deningeri*), Blaireau, *Canis* de petite taille, Hyène rayée (*Hyaena prisca*), Chat, Lapin, Castor, Éléphant, *Rhinoceros Mercki*, Cheval, Sanglier, Cerf (elaphe?), autre Cerf?, Cerf de la taille du Chevreuil, Bovidé, *Ovis* ou *Capra?* »

Cette faune à caractère tempéré a été classée au point de vue stratigraphique dans le Mindel-Riss par H. Alimen (1964).

1. « Das Fehlen der Cerviden des Euctenoceros Kreises lässt die Cerviden fauna von Voigstedt im Vergleich zu der Forest-Bed Serie relativ modern erscheinen. Die Funde von Voigstedt werden in Obereinstimmung mit anderen Daten daher ins späte bzw. ausgehende Cromer-Interglazial gestellt ».

L'absence de Cervidés du groupe des *Euctenoceros* fait apparaître la faune de Voigstedt comme plus récente que celle du Forest-Bed. C'est pourquoi le gisement de Voigstedt en harmonie avec d'autres sites, se place à la fin de l'interglaciaire de Cromer (H. D. Kalbke, 1965).

Source : MNHN, Paris

i. *Faune interglaciaire Mindel-Riss d'Europe moyenne.*

Le *gisement de Mauer* est d'autant plus célèbre que la mandibule humaine d'*Homo heidelbergensis* reste, à l'heure actuelle, un spécimen unique. La faune de Mauer a aussi beaucoup intéressé les paléontologistes : Von Reichenau (1905), L. Rüger (1928), Fl. Heller (1949) pour ne citer que les travaux les plus importants. L'intérêt des collections de grands Mammifères de Mauer est de présenter une association originale.

Certains fossiles font partie de la faune villafranchienne comme *Lynx issiodorensis*, *Rhinoceros etruscus*, d'autres se rencontrent habituellement au début du Quaternaire moyen comme *Plionarctos*, d'autre enfin, font leur apparition seulement à la fin du Quaternaire moyen dans le Sud-Est de la France : *Felis spelaea* et *Felis pardus*.

Tous les auteurs sont d'accord sur le caractère tempéré de cette faune, assez sûrement interglaciaire ainsi que paraît le confirmer la puissance des sables fluviatiles de Mauer et l'abondance de l'Hippopotame, mais les avis diffèrent en ce qui concerne son âge.

TABLEAU 109. — *Succession des faunes au Quaternaire ancien et moyen en Europe Sud-occidentale*

Gisements-types d'Europe méridionale	Caractéristiques des Faunes	Chronologie		
Lunel-Viel.....	Apparition de la majorité des espèces que l'on retrouve au Quaternaire supérieur.	Interglaciaire Mindel-Riss.		Quaternaire moyen
L'Escale.....	Faune pauvre en espèces. (Richesse en espèces des carnivores, pauvreté en espèces des herbivores).	Mindel supérieur.	MINDEL	
Abbeville.....	Faune appauvrie en Cervidés.			
Saint-Prest.....	Faune riche. (Cervidés abondants, Hippopotame, Éléphant méridional et Éléphant antique).	Mindel inférieur.		
Durfort.....	Faune à Éléphant méridional seul.	Interglaciaire Gunz-Mindel.		Quaternaire ancien
Leffe.....	Faune appauvrie : plus de Gazelles. *Elephas* seul.	Gunz supérieur.	GUNZ	
Saint-Vallier.....	Faune riche : biocénose « villafranchienne normale » (un Mastodonte et un Éléphant).	Gunz inférieur.		
		Interglaciaire ?		
(Rocca-Neyra?)				Pliocène supérieur
Perrier-Etouaires.....	Faune enrichie : biocénose « villafranchienne inférieure » (deux Mastodontes, Tapir).	Phases froides ante-gunzienne		
Vialette.....	Faune à affinités pliocènes (deux Mastodontes, Tapir abondant).			

Il faut souligner que tous les fossiles ne proviennent pas de la seule sablière ayant donné la mandibule humaine, certains viennent d'Eberbach (qui serait plus ancien) d'autres de Bammenthal (qui serait plus récent) et qu'il n'y a jamais eu de fouilles organisées à Mauer. Tous les fossiles proviennent de ramassages faits par les ouvriers-carriers, ce qui explique l'abondance des belles pièces (mandibules complètes d'Éléphant, bois de Cerfs) et la rareté de fossiles de taille moyenne (Carnivores par exemple).

L'hétérogénéité de la faune complique singulièrement le problème de la datation; cependant deux faits sont importants : Rüger (1928) souligne dans son étude très précise des Ours de Mauer que ceux-ci sont très spéléens, plus qu'à Mosbach : « *Ursus deningeri* von Mauer zeigt gegenüber *Ursus deningeri*

Source : MNHN, Paris

von Mosbach viel starkere speläoide Merkmale »; il faut aussi noter l'absence complète des Mégacéridés si caractéristiques du Quaternaire ancien et du début du Quaternaire moyen en Europe moyenne, la présence du Cerf elaphe seul, l'abondance de l'*Elephas antiquus*, et la parenté probable entre la Panthère de Mauer et celle de Lunel-Viel.

Ceci fait penser qu'une partie de la faune est plus récente qu'on ne le pense habituellement; il faut imaginer un mouvement de faune inverse de celui observé à Mosbach ou à Süssenborn par H.D. Kalhke, non pas une descente du Nord vers le Sud de l'association arctique, mais une remontée du Sud vers le Nord de l'association tempérée à Éléphant antique et Hippopotame.

Or, il semblerait que seul le grand interglaciaire Mindel-Riss, à cause de sa durée, ait pu permettre un mouvement migratoire aussi important.

3. *Le Quaternaire supérieur (les glaciations de Riss et de Würm).*

On pourrait penser que c'est la partie la mieux connue du Quaternaire, celle où peu de choses restent à découvrir. Si l'on a quelques idées sur les faunes würmiennes, il faut bien constater jusqu'à ces dernières années notre ignorance des faunes rissiennes; ceci pour deux rsisons principales : d'abord à cause du petit nombre de gisements rissiens datés avec certitude, ensuite parce que dans les anciennes fouilles le matériel paléontologique relatif aux niveaux rissiens a été souvent mélangé avec celui des couches würmiennes qui les recouvrent.

a. *Faunes risssiennes* [1].

Quelques gisements bien datés du Sud de la France nous offrent une idée de ce qu'a été l'association des Mammifères rissiens dans cette région : *Châtillon-Saint-Jean* dans la vallée du Rhône, le *Lazaret* sur la côte méditerranéenne et certains gisements du Sud-Ouest (La Micoque, Combe-Grenal et Pech de l'Aze) dont l'étude paléontologique est en cours par F. Prat.

La faune de *Châtillon-Saint-Jean* a été l'objet d'une étude très minutieuse par C. Chauviré (1962). D'après l'auteur... « l'absence d'une part de toute espèce archaïque, la présence d'autre part de nombreuses espèces ou variétés dont l'apparition est généralement considérée comme postérieure à la glaciation de Mindel (*Canis lupus, Ursus spelaeus, Crocuta crocuta spelaea, Equus caballus* cf *steinheimensis, Coelodonta antiquitatis*) ne nous semblent pas compatibles avec l'hypothèse d'un âge mindélien de cette formation ». La faune de Châtillon-Saint-Jean « est liée apparemment à un climat humide et froid, en effet, elle devait être très proche du glacier rissien ». Elle date probablement de l'interstade Riss I-II. L'intérêt de cette faune est de montrer pour la première fois que l'association arctique à *Coelodonta, Rangifer* et *Mammonteus* que H. D. Kalhke rencontre en Europe septentrionale au début du Mindel, avait atteint la France dès les premiers stades de la glaciation de Riss.

Nous pouvons suivre l'extension de l'asssociation arctique, à la fin du Rissien, dans les régions du Sud-Ouest de la France. En Dordogne, si les niveaux contemporains du début du Riss (Riss I et II) ont livré (Pech de l'Azé) du Cheval en abondance accompagné de Cerfs, Bœufs, Rhinocéros de Merk et d'un Ursidé « à caractères spéléoides parfois peu accusés », par contre, ils apportent la preuve que l'une des espèces caractéristiques de l'association arctique, le Renne, avait atteint le Sud-Ouest de la France durant le dernier stade du Rissien (Riss III); les couches 57 à 62 de Combe-Grenal en apportent la preuve formelle (F. Bordes et F. Prat, 1965). Il faut noter qu'à cette période de la fin du Rissien, le Renne est dominant et représente jusqu'à 95 % des fossiles recueillis [2].

Il est nécessaire d'insister là encore, sur l'importance de la situation géographique d'un gisement car il semble bien que les faunes rissiennes du Sud-Est de la France n'aient pas subi le même contrecoup dû à l'installation d'un climat froid. La grotte du *Lazaret* (Alpes-Maritimes) a fourni un ensemble de Mammifères très intéressant qui provient de niveaux Riss moyen et supérieur (H. de Lumley, 1965). Rien apparemment

1. On connait aussi des faunes rissiennes dans le Nord de la France à Achenheim en Alsace (P. Wernert, 1957) où la faune est abondante. Dans les loess anciens inférieurs il existe encore quelques espèces archaïques comme *Rhinoceros* cf. *etruscus* qui ont disparu dans le lehm noir (Riss I et II?).

2. Il est difficile de ne pas parler ici du gisement de Fontéchevade en Charente dont l'âge est actuellement controversé : interglaciaire Riss-Würm pour les uns, Rissien pour d'autres; il semble en ce qui concerne les Carnivores, que la présence du Renard bleu soit l'indice assez sûr d'un climat froid qui pourrait correspondre à cette période de la fin du Rissien, mise en évidence par les faunes de Dordogne.

Source : MNHN, Paris

ne permet de discerner dans cette liste une pointe de froid, au Riss III, aussi intense qu'en Dordogne [1]. Cependant il est peut-être nécessaire d'attribuer au Bouquetin un rôle climatique plus important qu'on ne le fait habituellement.

La faune de la fin du Riss III de la grotte de *Rigabe* dans le Var, comporte du Bouquetin en abondance (E. Bonifay, 1962 et 1964) et provient des couches constituées par des éboulis cryoclastiques déposés en climat froid. Dans le même gisement, les couches contemporaines du Riss II et du début du Riss III, dénotent par leur sédimentologie un climat assez tempéré; la faune composée de grands Bovidés, de Chevaux, de Cerf elaphe et de Rhinoceros de Merck qui sont encore à l'étude, le confirme par sa banalité.

b. *Faunes de l'interglaciaire Riss-Würm.*

L'interglaciaire Riss-Würm n'a sans doute pas duré asez longtemps pour permettre un enrichissement de la faune aussi important qu'au Mindel-Riss.

Au *Lazaret*, la faune des niveaux interglaciaires se caractérise « par rapport à celle des couches rissiennes, par une diminution du pourcentage des Bouquetins et une augmentation considérable de celui des cervidés » (H. de Lumley, 1965).

La grotte de Mars à Vence (A. M.) a livré un ensemble abondant probablement interglaciaire Riss-Würm (?); malheureusement cette faune a été disséminée un peu partout et il est, à l'heure actuelle, très difficile d'avoir une idée exacte de sa composition : à côté des restes de Grands Bovidés, de Cerfs (*C. elaphus*, *C. capreolus*), de Rhinocéros de Merk, de Sanglier, il y a un squelette complet de grand Chat des cavernes, un crâne de Panthère, un crâne d'Ours brun, et probablement un d'Ours des cavernes, des restes de Loup et du Cuon. Cet ensemble est tempéré et ne se distingue pas foncièrement de celui des faunes rissiennes banales.

c. *Les faunes würmiennes.*

Avec la glaciation de Würm, on assiste dans le Sud-Est à des phénomènes aussi nets que ceux observés durant la glaciation de Mindel et qui se traduisent par l'opposition des faunes du début de la glaciation à celles de la fin de la même glaciation, sans cependant atteindre ce que l'on peut voir dans les gisements du Sud-Ouest.

Les faunes du Würm ancien

Nous prendrons comme type de faune du Würm I dans le Sud Est, celle du foyer moustérien de la couche G de la grotte de Rigabe (M. F. Bonifay, 1960). Elle comporte :

Lynx spelaea M. Boule (commun), *Crocuta spelaea* Erxl. (rare) *Canis lupus* L. (rare), *Ursus arctos* L. (rare), *Ursus spelaeus* Rossenm. (rare), *Equus caballus* L. (rare), *Sus scrofa* L. (rare), *Cervus elaphus* L. (commun), Rongeurs abondants (*Oryctolagus cuniculus* L., *Apodemus sylvaticus* L., *Arvicola* sp.), quelques dents de Bovidés et des Cheiroptères.

Il s'agit incontestablement d'une faune tempérée à Cerf dominant accompagné du Bœuf et du Cheval; parmi les Carnivores le Lynx domine.

Si l'on compare cette faune à celle des couches de même âge de Combe-Grenal dans le Sud-Ouest, on est obligé de constater sa pauvreté relative. Il n'est pas question de parler comme en Dordogne de faune de « milieu forestier ». Même si la sédimentologie met en évidence un accroissement de l'humidité au début du Würm (phase « pluviale » de Provence selon E. Bonifay, 1962) on ne peut que constater que la faune en milieu méditerranéen ne s'y est pas vraiment adaptée, ce qui permet de penser que la flore ne l'a probablement pas fait non plus.

Les associations de faune du Würm II du Sud-Est de la France sont caractérisées par leur instabilité; un bon exemple en est la faune de la Balauzière dans le Gard (M. F. Bonifay, 1966). Dans ce gisement, les niveaux VI (Würm II *b*) et IX (Würm II *a*) ont fourni une faune à caractère plutôt froid; la faune des niveaux VIII-VII (inter Würm II *a*-II *b*) et V-IV (interstade Würm II-III) dénotent par contre un réchauffement. En détail, ces fluctuations se traduisent dans les niveaux VIII et VII par une abondance de l'Ours des cavernes accompagné d'*Equus hydruntinus*, dans le niveau VI ce sont le Renne, le Renard et le Loup qui dominent et indiquent un refroidissement. Dans le niveau V la prolifération d'*Equus hydruntinus* apporte une note plus

1. Il faut seulement noter dans la faune la présence de la Chouette harfang et du Lièvre siffleur.

Source : MNHN, Paris

tempérée qui persiste dans le niveau IV; dans ce niveau, la rareté des Cervidés par rapport à la multiplication des Périssodactyles permet de déduire qu'il se produit en même temps un assèchement.

Dans le Sud-Ouest, les niveaux Würm II de Combe-Grenal traduisent des périodes froides plus intenses : le Renne devient rapidement aussi abondant que le Cerf (couches 34, 33, 32) pour ensuite le dominer largement; on peut parler là de faune « froide », ce qui n'est quand même pas le cas pour la Provence où il faut constater qu'il s'agit plutôt de fluctuations autour d'une moyenne demeurée tempérée.

Les faunes du Würm récent

Avec le Würm III, nous entrons dans la seconde partie du Würm qui voit l'extinction de la plupart des espèces tempérées pleistocèmes. Par exemple, dans le Würm III de la Balauzière (Sud-Est de la France) l'Ours brun remplace l'Ours des cavernes et le Renne réapparaît accompagné de Loups et de Renards.

Le même décalage persiste avec les faunes du Sud-Ouest de la France parmi lesquelles certaines ont fourni jusqu'à 98 % de Renne [1], ce qui ne se produit pas dans nos régions. On peut même distinguer, si l'on effectue une carte de répartition du Renne, une région à l'Ouest du Rhône (grottes du Gardon : la Salpétrière, grotte Bayol) et à l'Est du Var (Grimaldi) où il était présent au Paléolithique supérieur, et une zone d'où il est, semble-t-il, absent et qui couvre la Provence *sensu stricto* à l'Est du Rhône [2].

On ne peut que constater l'absence du Renne en Provence à une période où il abondait partout ailleurs. Une confirmation se trouve dans la répartition du Rhinoceros laineux qui paraît être resté confiné à la limite d'une zone « peri-provençale ». Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que l'association arctique à *Coelodonta*, *Rangifer* et Mammouth dont nous suivons l'évolution depuis le début du Mindel en Europe, n'ait pas pénétré en Provence à la fin du Würmien; il est probable que cette absence soit due à des conditions climatiques défavorables (climat froid mais trop sec, par exemple?).

Enfin au Post-glaciaire nous nous trouvons en présence d'une faune comparable, par sa pauvreté en espèces, à la faune actuelle.

*
* *

Il est fréquent que les Paléontologistes considèrent que l'étude de l'évolution des faunes fossiles s'arrête avec la fin du Tertiaire. Il est indispensable pourtant de considérer les faunes Quaternaires comme l'aboutissement de celles du Ponto-Pliocène, plutôt que comme un ensemble sub-actuel.

L'importance des fluctuations climatiques explique les variations de la composition des faunes. On considère que le Quaternaire est une période courte relativement à la durée des temps géologiques, mais il faut constater que les bouleversements climatiques ont été nombreux et rapides, et que la faune en a subi le contrecoup. Il est impossible d'expliquer la succession des faunes sans faire appel à des phénomènes extérieurs à la biologie. Or, les variations climatiques ne sont probablement pas le propre de cette période, mais ici on peut mieux en constater les effets. Il s'est passé beaucoup de choses en peu de temps, et la caractéristique des associations quaternaires est leur *instabilité*. En France l'alternance faune tempérée — faune froide est régulière, presque cyclique. Si les faunes froides marquent une phase « progressive », en ce sens que chacune de leurs apparitions permet l'arrivée de nombreuses espèces nouvelles arctiques ou asiatiques, les faunes tempérées qui leur succèdent peuvent être qualifiées de « régressives » puisqu'elles permettent souvent la réapparition d'espèces archaïques conservées dans des régions plus méridionales. Cependant, à travers ces cycles successifs, certains Carnivores ont pu persister en s'adaptant aux lieux géographiques. C'est la raison pour laquelle ils constituent des « fossiles directeurs » de choix, un élément très important de la datation des gisements car en même temps ils ont continué d'évoluer vers une spécialisation de plus en plus poussée.

Il faut aussi attirer l'attention sur l'importance du Quaternaire moyen qui était très mal connu. Pourtant on assiste, au cours du Mindel, à la disparition des espèces villafranchiennes et à un enrichissement progressif en espèces venues soit de l'Est (Europe orientale, Asie) soit de l'Ouest (Espagne). Ce sont les faunes du Quaternaire moyen qui expliquent la fin de l'association villafranchienne et la mise en place

1. Ce pourcentage résulte d'un tri effectué par les chasseurs paléolithiques, mais dénote cependant que le Renne était très abondant à la période correspondante.

2. Ceci est confirmé par des faunes comme celle de la grotte de l'Adaouste (Bouches du Rhône) [R. P. Charles, 1952

Source : MNHN, Paris

des faunes du Quaternaire supérieur. Les relations entre les faunes du Quaternaire moyen et celles du Quaternaire ancien sont des relations de contact et on ne peut pas parler de filiation, sauf probablement pour les trois genres *Meles* (*M. thorali spelaeus*), *Ursus* (*Ursus etruscus-deningeri*) et *Euctenoceros* qui existent encore au Quaternaire moyen. Ceci montre l'importance des migrations à cette époque. Par contre, les relations avec le Pliocène paraissent plus étroites qu'on pouvait le supposer. Le Quaternaire moyen du Sud-Est révèle que certaines espèces (*Hyaena prisca, Ursus telonensis, Vulpes vulpes*) sont probablement apparentées à des espèces pliocènes (*Hyaena donnezanni, Ursus ruscinensis, Vulpes donnezanni*) qui ont pu résister à l'envahissement des faunes villafranchiennes en se réfugiant dans des zones plus restreintes (péninsule ibérique, par exemple). Cette réapparition est très caractéristique du Mindel dans le Midi de la France; il faut souligner la profonde originalité de ces faunes qui comportent aussi du Thar (*Hemitragus*), un Félin particulier (*Jansofelis vaufreyi*), et au Mindel-Riss des Félins particuliers (*Felis* (*Panthera?*) *lunellensis, Felis monspessulana*).

Les relations des faunes du Quaternaire moyen avec celles du Quaternaire supérieur sont réelles; en ce qui concerne les faunes froides, le parallélisme entre celles de la fin du Würm et celles de la fin du Mindel est frappant, les éléments mindéliens représentant un stade sous-spécifique un peu moins évolué que celui des espèces de la fin de la dernière glaciation. D'autre part, la mise en place de la faune tempérée dite « banale » du Rissien et du début du Würm, date du grand interglaciaire Mindel-Riss.

Enfin, le lien le plus important entre ces deux périodes est la présence de l'Homme constatée dès le début du Mindel en Europe et qui marque le début du Paléolithique. Les foyers que les préhistoriques allumaient et entretenaient au bord du lac souterrain de la grotte de l'Escale, les bifaces et l'industrie préhistorique recueillis à Abbeville sont autant de témoins sûrs de l'activité humaine, mais combien lointaine de la nôtre, combien difficile à comprendre et à imaginer, comme l'est d'ailleurs l'ensemble de cette faune que je viens d'essayer de faire revivre tout au long de ces pages.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Abel (O.) et Kyrle (G.), 1931. — Die Drachenhöhle bei Mixnitz. *Spalaeogische monographien*, VII-IX.

Adam (K. D.), 1959. — Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 27.

Alimen (H.), 1964. — Le Quaternaire des Pyrénées de la Bigorre. *Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France.*

Alimen (H.), Arambourg (C.), Schreuder (A.), 1958. — La grotte de Fontéchevade. 3e partie : Géologie et Paléontologie. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, mémoire 29.

Altuna (J.), 1963. — Primer hallazzo de gloton (*Gulo gulo* L.) en la Pénincula iberica. *Munibe*, t. 3-4.

Andrews (C. W.), 1922. — Note on a hear (*Ursus savini* n. sp.) from the cromer forest-hed. *Ann. and Mag. of nat. History*, (9), IX.

Arambourg (C.) et Piveteau (J.), 1929. — Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Ann. Paléont.*, Paris, XVIII.

Astre (G.), 1955. — *Ursus* du groupe *deningeri* dans une grotte de Bordes-sur-Lez (Ariège). *C.R.s. Soc. Géol. de France.*

Aymard (A.), 1849. — Communiestion sur le gisement de la Malouteyre. *Ann. Soc. Agric. du Puy*, p. 72.

Aymard (A.), 1855-1856. — Communiestion aur la faune du Coupet. *Ann. Soc. Agric. du Puy*, t. XX, 6 janvier 1855, p. 30 et 6 novembre 1856, p. 535.

Aymard (A.), 1853. — Faune de Sinzelles. *Ann. Soc. Agric. du Puy*, t. XVIII, p. 51.

Aymard (A.), 1864-1865. — Communication sur les faunes de la Malouteyre et de Sinzelles. *Ann. Soc. Agric. du Puy*, t. XXVII.

Azzarolli (A.), 1950. — Observazioni sulla formazione villafranchiana di Olivola in Val di Magra. *Atti. Soc. Tosc. di Sc. Nat.*, Mem. LVII.

Azzarolli (A.), 1953. — The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk. *Bulletin of the British Museum (Nat. Hist.) Geology*, vol. 2, n° 1.

Balland (R.), 1963. — Le gisement pleistocène des « Argiles de Bruges » (Gironde). *Cahiers des Naturalistes* (Bull. Nat. par.), N. S., t. 19.

Bayol (J.) et Paulus (M.), 1947. — Grotte de la Balauzière. *Bull. Soc. Etud. Sc. Nat. Nîmes*, 48.

Beaumont (G. de), 1961. — Les chiens du « Puits de Ronze » à Orgnac (Ardèche) svec quelques remarques aur la variabilité dentaire chez les Canidae. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*

Begouen (H.) et Koby (F. E.), 1951. — Le crâne de glouton de la esverne dea trois frères (Ariège). *Bull. Soc. préhist. de l'Ariège*, Toulouse, 5.

Bérard (G.) et Lumley (H. de), 1964. — Les industries moustériennea du bassin de Cabasse, vallée de l'Issole, (Var). *Bull. du Musée d'Anthrop. Préhist. de Monaco*, 11.

Bernsen (J. J. A.), 1931. — Eine revision der fosilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen, III. *Natuurhistorisch Muandblad*, n° 5.

Bonifay (E.), 1962. — Recherchea aur les terrains qusternaires dans le Sud-Est de la France. *Archives de l'Institut de Préhistoire de l'Université de Bordeaux*, n° 2.

Bonifay (E.), 1964. — Adalyae critique de la note de H. de Lumley, S. Gagnière, L. Barral et R. Pascal. *L'Anthropologie*, t. 68, n° 3-4, p. 402.

Bonifay (E.), 1964-1965. — Moustérien et pré-moustérien de la grotte de Rigabe (Artigues, Var). *Quartär*, Bd 15-16.

Bonifaye (E.), 1968. — Stratigraphie et industrie lithique de la grotte du Mas des Cavea à Lunel-Viel (Hérsult). La Préhistoire : Problèmes et tendances, C.N.R.S., Paris.

Source : MNHN, Paris

BONIFAY (E.) et BONIFAY (M. F.), 1965. — Âge du gisement de mammifères fossiles de Lunel-Viel (Hérault). *C.R. Acad. Sc.*, t. 260, groupe 9.

BONIFAY (M. F.), 1960. — Aperçu sur la faune de la grotte de Rigabe. *Gallia Préhistoire*, t. III.

BONIFAY (M. F.), 1962. — Sur la valeur spécifique de l'*Ursus preactos*, M. Boule de la grotte du Prince (Ligurie Italienne). *Bull. du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, n° 9.

BONIFAY (M. F.), 1967. — Étude paléontologique de la grotte de la Balauzière (Gard). *Bull. du Musée d'Anthrop. Préhist. de Monaco*, n° 13.

BONIFAY (M. F.), 1969. — Faunes quaternaires de France. *In* Études françaises sur le quaternaire, supplément au *Bull A. F. E. Q.*, Paris.

BORDES (F.). 1954. — Les limons quaternaires du bassin de la Seine. Stratigraphie et Archéologie paléolithique. *Arch. Inst. Paléont. Hum.*, mém. 26.

BORDES (F.) et PRAT (F.), 1965. — Observations sur les faunes du Riss et du Würm I en Dordogne. *L'Anthropologie*, t. 69, n^{os} 1-2.

BOUCHUD (J.), 1955. — Deux espèces rares au Moustérien découvertes au Pech de l'Aze. *Bull. de la S.P.F.* n^{os} 1-2.

BOUCHUD (J.), 1958. — La faune de la grotte de Gargas. Bull. de la Soc. méridionale de spéléologie et de Préhistoire *in Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*, t. 93.

BOUCHUD (J.), 1959. — La petite faune de la grotte du Lazaret, Nice (A.-M.). *Bull. du Musée d'Anthropol. Préhistorique de Monaco*, n° 6.

BOULE (M.), 1889. — Les prédécesseurs de nos canidés, *C. R. Acad. des Sciences*, 28 janvier 1889.

BOULE (M.), 1892. — Description géologique du Velay, *Bull. des Services de la carte géologique de la France*, n° 28.

BOULE (M.), 1893. — Note sur l'*Hyaena brevirostris* Aymard. *C. R. séance Soc. Geol. France*, (3), 21.

BOULE (M.), 1893. — Description de l'*Hyaena brevirostris* du Pliocène de Seinzelles, près Le Puy (Haute-Loire). *Ann. des Sc. Nat. Zoologie*, t. XV.

BOULE (M.), 1894. — Restes de glouton et de lion fossiles de la caverne de l'Herm (Ariège). *L'Anthropologie*, t. 5.

BOULE (M.), 1902. — La caverne à ossements de Montmaurin. *L'Anthropologie*, t. XIII.

BOULE (M.), 1905. — Sur les gisements de mammifères fossiles de la montagne du Perrier. *C. R. som. Soc. Geol. de France.*

BOULE (M.), 1906. — Les grottes de Grimaldi. *Imprimerie de Monaco.*

BOULE (M.), 1906. — Les grands chats des cavernes. *Ann. de Paléontologie*, t. 1, fasc. 1 et 2.

BOULE (M.) et DE VILLENEUVE (L.), 1927. — La grotte de l'Observatoire à Monaco. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, mém. 1.

BOURDIER (F.), 1954. — Remarques sur les faunes froides du Quaternaire français antérieures au Würm. *C. R. som. Soc. Géol. France*, 4.

BOURDIER (F.), 1962. — Le bassin du Rhône au Quaternaire. Édit. du Centre Nat. de la Recherche Scientifique. Paris.

BOURDIER (F.) et LACASSAGNE (H.), 1964. — La atratigraphie et la faune du gisement villafranchien de Saint-Prest. *Bull. de la Soc. Géol. de France*, 7^{e} série, t. V., n° 4.

BOURGUIGNAT (J.-R.), 1868. — Sur quelques mammifères nouvesux découverts dans une caverne près de Vence. *C. R. Acad. des Sciences*, t. 67.

BOURGUIGNAT (J.-R.), 1875. — Recherches sur les ossements de *Canidae* constatés en France à l'état fossile pendant la période qusternaire. *Ann. Soc. Géol.*, Paris.

BOURGUIGNAT (J.-R.), 1897. — Histoire des Félidés fossiles constatés en France dans la période quaternaire. Paris.

BOUT (P.), 1952. — La faune de la Malouteyre. *Bull. Soc. Acad. du Puy*, t. XXXII.

BOUT (P.), 1960. — Le villafranchien du Velay et du bassin hydrographique moyen et supérieur de l'Allier. *Thèse Paris*, Imprimerie Jeanne d'Arc, Le Puy (Haute-Loire).

BOUT (P.), 1964. — Faune de Solilhac. *Bull. Soc. Géol. de France.*

BOUT (P.) et MARTY (P.), 1936. — Flore astienne de Perrier (Puy-de-Dôme). *Ann. Musée Hist. Nat. de Marseille*, t. XXVIII, mém. 1.

BOYD DAWKINS (W.), 1865. — On the dentition of *Hayena spelaea* and its varieties, with notes on the recent species. *Natur. Hist. Review*, N. S. 5, p. 80.

BOYD DAWKINS (W.), 1878. — The British Pleistocene Mammalia. *The paleontological Society*. London.

BOYD DAWKINS (W.) et SANDFORD (W. A.), 1872. — The british pleistocene Mammalia; t. IV, British pleistocene Felidae. *Paleontological society.*

Source : MNHN, Paris

Bravart (A.), 1828. — Monographie de la Montagne de Perrier. Paris.

Breuil (H.), 1939. — La porte du Bois à Abbeville. *L'Anthropologie*, t. 49.

Campana (D. del), 1910. — Mammiferi quaternari della grotte di Reale presso Porto Longone (Isola d'Elba), « *Mondo sotteraneo* », *Rivista di speolelogiae idrologia*, ann. VI, nos 1-2.

Campana (D. del). 1912. — Nuovo contributo alla conoscenza del cane quaternario della val de Chiana. *Bollettina della Società Geologica Italiana*, vol. XXXI.

Campana (D. del), 1913. — Nuovo ricerche sui felini del Pliocene Italiano. *Palaeontographia Italica*, t. 21.

Campana (D. del), 1913. — I cani pliocenici di Toscana, *Palaeontolographia Italica*, vol. XIX, Pisa.

Campana (D. del), 1914. — La *Hyaena lunensis* n. sp. dell ossario pliocenico di Olivola. *Pal. Ital. Pisa*, XX, p. 87.

Campana (D. del), 1915-1916. — Nuevo ricerche sui Felini del Pliocene italiano. *Palaeontographia Italica*, vol. XXI et XXII.

Campana (D. del), 1923. — Sopra un *Cuon* e una *Mustela* del Quaternario di Equi (Alpi Apuane). *Atti R. Accad. Lincei*, Roma, *Cl. Sc. Fis. Mat. et Natur.*, Rendic (5), XXXII, pt. 1.

Campana (D. del). 1924. — Nuovi resti di cani pliocenici del Valdarno superiore. *Riv. Italiana di Paleontologia*, anno XXX, fasc. III-IV.

Campana (D. del), 1925. — Ancore sulla *Lynx issiodorensis* del pliocene. *Rev. Ital. di Paleont. Italiana.*

Chaline (J.), 1965. — Problèmes posés par la découverte de Lemming des steppes (*Lagurus lagurus* L.) dans la couche tayacienne de la grotte de Fontéchevade. *Bull. Ass. Fr. du Quatern.*, 2, nos 4-5.

Chantre (E.), 1901. — L'Homme quaternaire dans le bassin du Rhône. *Ann. Uni. de Lyon.* n. s. I, *Sciences Médecine*, fasc. 4.

Cbarles (R.-P.), 1952. — La faune des couches paléolithiques de la grotte de l'Adaouate (B.-du-R.), *Bulletin de la S.P.F.*, no 10.

Charles (R.-P.), 1952. — La faune pleistocène de la grotte du Vallon des Cèdres, massif de la Sainte Baume (Var) *Bulletin de la S.P.F.* no 7.

Chauvire (C.), 1962. — Les gisements fossilifères quaternaires de Chatillon-Saint-Jean (Drôme). *Thèse polycopiée.* 3e cycle de Géologie du Quaternaire de la Fac. des Sciences de Lyon.

Christol (J. de) et Bravart (A.), 1828. — Mémoires sur de nouvelles espèces d'Hyènes fossiles découvertes dans la esverne de Lunel-Viel près Montpellier. *Mém. de la Soc. d'Hist. Nat. de Paris*, t. IV.

Christol (J. de) et Bravart (A.), 1828. — Extrait d'un mémoire relatif à quelques espèces nouvelles d'Hyènes fossiles découvertes dans la caverne de Lunel-Viel près Montpellier, *Ann. Sc. Nat.*, t. XIII.

Cocchi (I.), 1856. — Description des roches ignées et sédimentaires de la Toscane dans leur succession géologique. *Bull. Soc. Géol. de France*, t. XIII, 2e s.

Cocchi (I.), 1866. — Sulla geologia delle'Alta valle di Magra. *Mem. Soc. Ital. Sc. Nat.*, vol. II, mém. III.

Cocchi (I.), 1867. — L'Uomo fossile nell'Italia Centrale. Studi paleontologici, *Mem. Soc. Ital. Sc. Nat.* vol. III.

Commont (V.), 1909. — La faune quaternaire dans le Nord de la France, *C. R. Ass. Fr. pour l'Avancement des Sciences*, Congrès de Lille.

Corroy (C.), 1953. — Les éléments fossiles du bassin de Marseille d'après les découvertes anciennes et récentes. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Aix-Marseille*, t. 4.

Cotte (V.), 1920. — Documents sur la Préhistoire de Provence. 1er fasc., la Provence Pleistocène. *Librairie A. Dragon. Aix-en-Provence.*

Croizet et Jobert, 1862. — Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme. *Adolphe Delahays. Paris.*

Crusafont Pairo (M.), *1950.* — El primer representant del genero *Canis* en el pontiense eurasiatico (*Canis cipio*). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, t. 48.

Crusafont (M.), 1960. — Le Quaternaire espagnol et sa faune de Mammifères, *Mammalia pleistocaenica*, 1, Brünn.

Crusafont Pairo (M.) et Truyols Santonja (S.), 1957. — Estudios masterometricos en la evolucion de los fissipedos. *Bol. Inst. Min. España*, vol. 68.

Crusafont Pairo (M.), Hartenberger (J.-L.) et Heintz (E.), 1964. — Un nouveau gisement de Mammifères fossiles d'âge villafranchien à la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *C. R. Acad. Sc.*, t. 258, groupe 9.

Cuvier (G.), 1823. — Recherches sur les ossements fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces.

Source : MNHN, Paris

Danos (M.), 1960. — Contribution à la révision des faunes de vertébrés néolithiques des collections du laboratoire de Géologie. *D. E. S. polycopié, lab. de Géologie de la Fac. des Sc. de Montpellier* (Hérault).

Daxner (G.) und Thenius (E.), 1965. — Ergebnisse der Revision der altquartären Wildziegen (Bovides, Mammalia) von Hundsheim in Niederosterreich. *Österreiche Akademie der Wissenschaften*, n° 6.

Dehm (R.), 1943. — Ein besonders kleiner Bär (*Ursus schertzi* n. sp.) aus dem loess von Achenheim bei Strassburg. *Neues Jahrb. f. min.*, B.

Deperet (Ch.), 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon, *Mémoires de la Société Géologique de France, Paléontologie*, mém. 3.

Depebet (Ch.), 1894. — Note sur la succession stratigraphique des faunes de mammifères pliocènes d'Europe et du plateau central en particulier. *Bull. Soc. Géol. de France*, 3e série, t. XXI.

Deperet (Ch.), 1909. — L'évolution des Mammifères à l'époque Pliocène. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXLVIII.

Deperet (Ch.) et Mayet (L.), 1911. — Le gisement des mammifères pliocènes de Senèze (Haute-Loire) *A.F.A.S.*, Dijon.

Deveze et Bouillet, 1827. — Essai géologique et minéralogique sur les environs d'Issoire et principalement sur la montagne de Boulaide.

Dubois (A.) et Stehlin (H., G.), 1933. — La grotte de Cotencher. Station moustérienne. *Mém. de la Soc. Paléontologique Suisse*, vol. LII-LIII.

Ehrenberg (K.), 1929. — Gedanken zur Stammesgeschichte der Bären im Pleistocaen. *Paläontologische Zeitschrift*, II.

Ehrenberg (K.), 1938. — Die Höhlenhyäne. *Abh. Zool. Botan. Ges.*, 17.

Ehrenberg (K.), 1955. — Uber Höhlenbären und Bären höhlen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.* 95.

Elhai (H.), 1966. — Deux gisements du Quaternaire moyen : Bruges (S.-W. de la France), Banolas (Espagne). *Bull. de l'Ass. Française pour l'étude du Quaternaire*, n° 6, t. 1.

Elhai (H.) et Grangeon (P.), 1963. — Nouvelles recherches sur le gisement villafranchien de Senèze (Haute-Loire). *Bull. de la Soc. Géol. de France*, 7e série, t. V., n° 4.

Ellerman (S., R.) et Morrison Scott (T., C., S.), 1951. — Checklist of Palaeartic and indian Mammals, 1768 to 1946, London, printed order of the trustees of the *Bristish museum.*

Erdbrink (D., P.), 1953. — A review of fossil and recent bears of the old world. Deventer Drukkerig. Jan de Lange. Vol. 1-2.

Escalon de Fonton (M.), 1952. — Découverte d'un gisement Magdalénien typique en Basse-Provence. *Bull. de la S. P. F.* n° 7.

Escalon de Fonton (M.) et Ramlot (R., P., L.), 1953. — La grotte des Cèdres (La Sainte-Baume, Var). Eneolithique et moustérien. *Provence Historique*, t. III.

Fabiani (R.), 1921. — Sopra un cranio d'*Ursus priscus* della caverna del Pastore o Livrea in Liguria. *Instituto di geologia della R. Universita di Paduo.*

Fabiani (R.), 1923. — La fauna mammalogica quaternaria della « Bucca del Tasso ». *Arch. Anthrop. e Etnologia*, Firenze. LII.

Fabrini (E.), 1897. — La lince de Pliocene italiano. *Palaeontogr. Ital.* II, Pisa.

Filhol (H.), 1888-1889. — Sur la présence d'ossements de Cuon dans les cavernes des Pyrénées ariégeoises. *Bull. de la Soc. Philomatique de Paris*, 3e s. t. 1.

Filhol (H.) et Filhol (M.), 1871. — Description des éléments de *Felis spelaea* découverts dans la caverne de l'Herm Ariège.

Forsyth Major (C., J.), 1873. — Remarque sur quelques mammifères post-tertiaires de l'Italie. *Atti della Società italiana di Scienze Naturali.* Vol. XV, fasc. 5.

Fobsyth Major (C., J.), 1876-1878. — Considerazioni sulla faune dei Mammiferi pliocenici e post pliocenici della Toscana. *Atti della Società toscana di Scienze Naturali*, Pisa, vol. 1, fasc. 1 et 3, 1876, ainsi que vol. III, fasc. 2, 1878.

Fobsyth Major (C., J.), 1885. — On the mammalian fauna of the Valdarno. *Quarterly Journal of the geological society of London*, vol. XLI.

Forsyth Major (C. J.), 1890. — L'ossario di Olivola in Val di Magra (Provincia di Massa Carrara). *Atti della Società toscana di Scienze Naturali, Processi verbali*, vol. VII.

Forsyth Major (C., J.), 1900. — Remain of *Cyon sardous* (Studiati) from a cave at Capo Caccia (N. W. Sardinia). *Proceedings of zoological society of London.*

Source : MNHN, Paris

FREUDENBERG (W.), 1908. — Die Fauna von Hundsheim in Nieder-österreich. *Jahrbuch K. K. Geol. Reichanstallt*, 58.

FREUDENBERG (W.), 1914. — Die Säugetiere des älteren quartars von Mitteleuropa, mit besonderer berück sichtigung der fauna von Hundsheim und Deutsch altenburg in Nieder österreicb nebst Bemerkungen über verwandten formen anderer Fundorte. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen*, NF, Bd 12, beft 4/5.

FRICK (Cb.), 1926. — The hemicyoninae and an American tertiary bear. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. 56.

GAGNIÈRE (S.), 1926. — Sur un maxillaire inférieur de lynx de l'âge du Bronze. *Feuille des Naturalistes*, mai 1926.

GAGNIÈRE (S.), 1952. — Cbronique de la XII[e] circonscription. *Gallia Préhistoire*, t. X.

GAGNIÈRE (S.), 1957. — Grotte du Lazaret (A.-M.), IV. La grande faune. *Bull. du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, n° 4.

GAGNIÈRE (S.), 1959. — Chronique de la circonscription de Provence. *Gallia Préhistoire*, t. XVII.

GAGNIÈRE (S.), 1959. — La grande faune de la Grotte du Lazaret, Locus VIII. *Bull. du Mus. d'Anthropol. Préh. de Monaco*, n° 6, et 1955, n° 2 et 1957, n° 4.

GAGNIÈRE (S.) et GEBMAND (L.), 1928-1929. — Quelques grottes quaternaires de la vallée inférieure du Gardon. *Bull. de la Soc. des Sc. Nat. de Nîmes.*

GAGNIÈRE (S.) et GERMANN (L.), 1930. — Ossements quaternaires trouvés à la Baume-Longue près de Dions (Gard). A. Larguier, imprimeur, Nîmes.

GAGNIÈRE (S.) et GERMAND (M.), 1934. — Contribution à l'étude de la faune quaternaire dans la basse vallée du Rhône· La grotte à ossements de la Vallescure (Vaucluse). *Rhodania*, Congrès de Beaucaire, 1932, n° 1615.

GAUDRY (A.), 1861. — Notes sur les carnassiers fossiles de Pikermi (Grèce). *Bull. Soc. Géol. de France*, XVIII.

GAUDRY (A.), 1862. — Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Paris.

GAUDRY (A.), 1873. — Animaux fossiles du Mont Léberon. Étude sur les vertébrés, Paris.

GAUDRY (A.), 1876. — Les animaux quaternaires de la Montagne de Santenay. *Bull. Soc. Géol. de France*, (3) IV.

GAUDRY (A.), 1876. — Matériaux pour l'étuda des temps quaternaires, fasc. 1.

GAUDRY (A.), 1878. — Enchaînement du monde animal, Mammifères tertiaires. Paris, Librairie F. Savy.

GAUDRY (A.), 1885. — Sur les hyènes de la grotte de Gargas découvertes par M. Félix Régnault. *C. R. Acad. des Sciences*, 9 février 1885.

GAUDRY (A.), 1893. — L'éléphant de Durfort. *Bull. Soc. d'Ét. Sc. Nat. de Nîmes.*

GAUDRY (A.), 1893. — L'éléphant de Durfort. Volume comémoratif du centenaire de la fondation du Muséum, Paris.

GAUDRY (A.) et BOULE (M.), 1892. — Les oubliettes de Gargas. *Matériaux pour l'histoire des temps quaternaires*, 4[e] fasc.

GEIR (K.), 1915. — Zwei Arten Von Streifen-byänen aus dem deutschen Diluvium. *Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde in Wiesbaden*, 68.

GENET (J.), 1959. — Étude d'une faune quaternaire dans un gisement de Charente. D.E.S. polycopié, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés. Paris.

GERVAIS (P.), 1846-1847. — Observations sur diverses espèces de mammifères fossiles du Midi de la France. *Ann. des Sc. Nat.*, 3[e] série, t. V, et *Ann. des Sc. Nat.*, 3[e] série, t. VIII.

GERVAIS (P.), 1859. — Zoologie et Paléontologie Française, Paris.

GERVAIS (P.), 1870. — Restes fossiles de Glouton recueillis en France. *Matériaux*, 2[e] série, n° 1.

GERVAIS (P.) et DE SERRES (M.), 1847. — Sur les mammifères dont on a trouvé les restes fossiles dans la esverne de Lunel-Viel et dans les sables de Montpellier. *Miscellanea mammalogica.*

GERVAIS (P.) et DE SERRES (M.), 1847. — Nouvelles observations sur les mammifères dont on trouve les restes fossiles dans les sables marins de Montpellier. *Ann. des Sc. Nat.*, 3[e] série, t. 8.

GINSBURG (L.), 1966. — Amphicyons des pbospborites du Quercy. *Ann. de Paléontologie*, t. LII, fasc. 1.

GOLDFUSS (A.), 1821. — Descriptio cranii exursorum genere memorabilis. *Nova acta physico med. Ac. Caes. Leopoldino. Carolinae nat. Cur.*, t. X, Pars II.

GROSSOUVRE (A. DE) et STEHLIN (H., G.), 1912. — Les sables de Rosières près Saint-Florent (Cher). *Bull. de la Soc. Géol. de France*, 4[e] série, t. XII.

GUÉRIN (Cl.), 1966. — Un rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. Thèse 3[e] cycle, Paléontologie, Fac. des Sc. de l'Univ. de Lyon, 27 janvier 1966.

HAGMANN (G.), 1899. — Die diluviale Wirbeltierfauna von Völklinsbofen. *Abhandl. Geol. Spez. Karte, Els-Lothr.* N. F. 3.

Source : MNHN, Paris

HARLE (E.), 1891. — Note aur les mandibules d'un Canidé du genre *Cuon*. L'*Anthropologie*.

HARLE (E.), 1892. — Les brèches à ossements de Montoussé (Htes-Pyr.). *Bull. Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*, t. XXVI.

HARLE (E.), 1892. — Sur une mandibule de singe du repaire d'Hyènes de Montsaunès (Htes-Pyr.). *Bull. Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*, t. XXVI.

HARLE (E.), 1894. — Restes d'Élan et de Lion dans une station préhistorique de transition entre le Quaternaire et les temps actuels à Saint-Martory (H.-G.) *L'Anthropologie*, V.

HARLE (E.), 1894. — Découvertes d'ossements d'hyènes rayées dans la grotte de Montsaunès (H.-G.). *Bull. Soc. Géol. de France*, 3e série, t. XXII.

HARLE (E.), 1895. — Faune malacologique de la brèche d'Es-Taliens à Bagnières de Bigorre (Htes-Pyr.). *C. R. Sommaire S.G.F.*

HARLE (E.), 1895. — Restes d'hyènes rayées de la brèche d'Es-Taliens. *Bull. Soc. Géol. de France*, 3e série, t. XXIII.

HARLE (E.), 1895. — Restes d'hyènes rayées quaternaires de Bagnières de Bigorre. *C. R. Acad. des Sc.*, 14-1-1895.

HARLE (E.), 1899. — Catalogue de paléontologie quaternaire des collections de Toulouse. *Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*, XXXII.

HARLE (E.), 1909. — Essai d'une liste des mammifères et oiseaux quaternaires connus jusqu'ici dans la péninsule ibérique. *Bull. Soc. Géol. de France*, 4e série, t. IX.

HARLE (E.), 1909. — Faune de la grotte à hyènes rayées de Furninha et d'autres grottes du Portugal. *Bull. Soc. Géol. de France*, 4e série, t. IX.

HARLE (E.), 1910. — Les mammifères et oiseaux connus jusqu'ici au Portugal. t. VIII *Communicacoes du Serv. Géol. du Portugal*.

HARLE (E.), 1910. — La *Hyaena intermedia* et les ossements humatiles des cavernes de Lunel-Viel. *Soc. Géol. de France*, 4e série, t. X.

HARLE (E.), 1912. — Nombreux restes de Lemming dans la station préhistoriqus de l'abri Mège à Teyjat (Dordogne). *C. R. Som. Soc. Géol. France*, n° 13.

HARLE (E.) et STEHLIN (H., G.), 1909. — Une nouvelle faune de mammifères des Phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. Géol. de France*, 4e série, t. IX, p. 39.

HEINTZ (E.), 1966. — La présence de *Gazellospira torticornis* Aymard (Ruminant) dans le gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). Essai de répartition géographique et stratigraphique. *Bull. Soc. Géol. de France* (7), t. VII.

HEINTZ (E.), 1966. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne, *Colloque international du C. N. R. S.*, n° 163, « Évolution des Vertébrés ».

HELLER (F.), 1930. — Eine forest-bed fauna aus der Sackdillinger Hohle (Oberpf.). *N. Jb. Miner.*, Beilbd 63, B, Stuttgart.

HELLER (F.), 1939. — Die Bärenzähne aus den Ablagerungen der ehemaligen Neckarschlinge bei Eberbach im Odenwald. *Sitzungberichte der Heidelberger Akad. zu Wiss., math. naturw. Kl.*, 7 Abh.

HELLER (F.)., 1949. — Beiträge zur Geologie und Paläontologie des Tertiairs und des Dilluviums in der Umgebung von Heidelberg. *Ursus* (*Plionarctos*) *stehlini* Kretzoi, der kleine Bär aus den altdiluvialen Sanden von Mauer. Bammenthal und Mainz-Wiesbaden. *Sitzungberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften*, Abh. II.

HELLER (F.), 1956. — Ein kleinerer Bär (*U. sackdillingensis* n. ap.) in der cromerischen Fauna der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). *Neues Jb. Geol. Paläont.*, Mh. 12.

HELLER (F.), 1958. — Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb.). *Neues Jb. Geol. und Paläont. Abh.*, 107 Stuttgart.

HEMMER (H.), 1965. — Studien an « *Panthera* » *schaubi* Viret aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). *Neues Jb. Geol. Palaontol. Abh.*, 122, n° 3.

HILZHEIMER (M.), 1922. — Die systematische Stellung von *Felis spelaea*. *Sitzungberichte d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin*.

HILZHEIMER (M.), 1936. — Der Vielfrass aus dem Grubenloch, *Ztsch. f. Säugetierk.* Berlin, 11.

HINTON (M., A., C.), 1908. — Note of the discovery of a Monkey in Forest Bed. *Geol. Mag.* N. S., Dec. V, 5.

HOOIJER (D., A.)., 1952. — The cave *hyaena, Crocuto crocuto speloea* Goldfuss, new to the pleistocene fauna of the Netherlands. *Geologie en Mijinbouw*, new serie, nr. 11, 14e série.

HUGUES (C.) et GAGNIÈRE (S.), 1934. — L'industrie et la faune de la grotte de l'Esquicho-grapaou. Congrès préhistorique de France, Xe session, 1931.

HUGUES (C.), GARRIMOND (S.), GAGNIÈRE (S.) et MARCELLIN (P.), 1951. — La grotte de la Verrerie à Macassargues-Montmirat (Gard). *Annales de Paléontologie*, t. 37.

Source : MNHN, Paris

HÜRZELER (J.), 1966. — Nouvelles découvertes de mammifères dans les sédiments fluvio-lacustres de Villafranca d'Asti. *Colloque international du C.N.R.S., n° 163,* « Évolution des Vertébrés ».

JUNG (J.), 1946. — Géologie de l'Auvergne et de ses confins bourbonnais et limousins. *Mém. Serv. carte Géol. de France.*

KADIC et KRETZOI, 1926-1927. — Vorläufiger Bericht über die Ausgrabungen in der Csakvarer Höhlung. *Barlong Kutatas,* t. XIV-XV.

KAHLKE (H., D.), 1951. — Der altpleistozäne *Verticornis* Kreis und die Frage der Entstehung der Riesenhirsche (*Megaceros*). *Hell. Jb. Mittel deutsche Erdgesch.* 1, 3, Halle.

KAHLKE (H., D.), 1956-1959. — Die Gerviden Reste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süssenborn bei Weimar. Teil I - III. Akad. Verl. Berlin.

KAHLKE (H., D.), 1958. — Die Gerviden Reste aus den altpleistozänen Tonen von Voigstedt bei Sangerhausen. Teil I, Die Schädel, Geweihe und Gehörne. *Abh. deutsch. Akad. Wiss.,* Kl. Chem., Geol. Biol. 9, Berlin.

KAHLKE (H., D.), 1960. — The early Pleistocene Mammalian Fauna of Süssenborn. *Mammalia pleistocaenica*-I-(*Anthropos*, supplément 1960). Berne, 1960.

KAHLKE (H., D.), 1960. — Die Gerviden Reste aus den altleistozänen Sanden von Moshach (Biehrich, Wieshaden), *Abh. deutsch. Akad. Wiss.,* Kl. Chemic., Geol. Biol, 7, Berlin.

KAHLKE (H., D.), 1961. — Revision der Säugetierfauna der klassischen deutschen Pleistozän Fundstellen von Süssenhorn, Moshach und Taubach. *Geologie,* 10.

KAHLKE (H., D.), 1965. — Die Gerviden Reste aus den Tonen von Voigstedt in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen.* Abt. A, *Paläozoologie,* Bd II, heft 2-3.

KOBY (F., E.), 1941. — Contribution à l'étude de *Felis speloea. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel,* vol. LII.

KOBY (F., E.), 1944. — Un squelette d'ours brun du Pleistocène italien. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel,* vol. LVI.

KOBY (F., E.), 1949. — Le « charriage à sec » des ossements dans les cavernes. *Verh. Schweiz. naturf. Ges.,* 121.

KOBY (F., E.), 1949. — Le dimorphisme sexuel des canines d'*U. arctos* et d'*U. spelaeus. Revue suisse de Zool,* t. LVI, n° 36, Bâle.

KOBY (F., E.), 1952. — Note sur la main de l'Ursidé de Süssenborn. *Eclogae Helvetiae,* vol. 45, n° 2.

KOBY (F., E.), 1959. — Les renards magdaléniens de la Vache. *Préhistoire spéléologie ariégeoise.* Tome XIV.

KŒNIGSWALD (G., H., R. VON.), 1956. — Fossil cats from the Tegelen Clay. *Naturhistorisch gehootschap in Limburg.*

KORMOS (Th.), 1911. — Die Pleistozäne Fauna des Somlyohegy bei Püspökfürdö im Komitat Bihar (Ungarn). *Centralblott fur Mineralogie, Geologie und Paläontologie,* n° 19.

KORMOS (Th.), 1911. — *Canis* (Cerdocyon) *Petenyii* n. sp. und andere interessante Funde aus dem Komitat Baranya· *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der Kgl. Ungar. Geol. Reichsanstalt,* hd XIX, Heft 4.

KORMOS (Th), 1914. — Drei neue Raubtiere aus den Präglazialschichten des Somlyohegy bei Püspökfürdö. *Mitt. Jb. Ungar. Geol. Reichsanstalt.* Budapest, 22.

KORMOS (Th.), 1916. — Die praeglacialen Bildungen des Villanyer Gebirges und ihre Fauna. *Jahresbericht der Kgl. Ungarischen Geol. Reichsanstalt für* 1916.

KORMOS (Th.), 1931. — Über eine neuentdeckte Forest-Bed Fauna in Dalmatien. *Paläeobiologica,* Bd. 4.

KORMOS (Th.), 1932. — Die präglazialen Feliden von Villany (Hongrie du Sud). *Folia zool.* et *Hydrobriol.* Riga, IV.

KORMOS (Th), 1932. — Die Füchse des ungarischen Oberpliozäns. *Folia Zoologica et Hydrobiologica,* 31, XII, vol. IV, n° 2, Riga.

KORMOS (Th.), 1934. — Neue und wenig bekannte Musteliden aus dem ungarischen Oberpliozän. *Fol. Zool. et Hydro.* 5. Riga.

KRETZOI (N.), 1927. — Materialen zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. *X° Congrès international de Zoologie,* Budapest.

KRETZOI (N.), 1929. — Feliden Studien. *Mag. kir. foldt. Int. Maziny,* Budapest, V, 24.

KRETZOI (M.), 1938. — Die Raubtiere von Gambaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs. *Ann. Mus. Hungars,* 31, Budapest.

KREITZOI (M.), 1941. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. *Ann. Mus. Nat. Hungarici,* t. XXXIV.

KRETZOI (M.), 1956. — Die alt-pleistozänen Wirbeltierfaunen des Villanyer Gebirges. *Geologica Hungarica,* Series *Paläontologica,* fasc. 27.

Source : MNHN, Paris

KRETZOI (M.) et VERTES (L.), 1965. — Upper biharian (intermindel) pebble industry occupation site in western Hungary. *Current anthropology.*

KURTEN (B.), 1956. — The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Mstsumoto. *American Museum Novitates*, n° 1764, 6-4-1956.

KURTEN (B.), 1957. — The bears and hysenas of the Interglacials. *Quaternaria*, 4.

KURTEN (B.), 1963. — Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Commentationes Biologicae*, XXVI, 4.

LANGE (B.), 1966. — Étude paléontologique de la grotte Tournal. Thèse polycopiée 3e cycle. *Laboratoire de Pal. des Vertébrés de la Fac. Sc. de Paris.*

LANKASTER (R.), 1864. — On a new species of *Hyaena* from the red Crag of Suffolk. *Ann. and magazine of natural history*, 3e série, t. XIII.

LARTET (E.), 1867. — Note sur deux têtes de carnassiers fossiles. *Ann. des Sc. Nat. Zoologie et Paléont*, t. VIII.

LAUGEL (A.), 1862. — La faune de Saint-Prest près de Chartres (Eure-et-Loir), *B.S.G.F.* (2), XIX.

LAVAUDIEN (L.), 1930. — Essai sur l'histoire naturelle du Lynx. Grenoble.

LEHMANN (U.), 1953. — Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb.). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Monatshefte.

LEROI-GOURHAN (A.), 1952. — Stratigraphie et découvertes récentes dans les grottes d'Arcy-sur-Cure (Yonne). *R. Géogr. Lyon*, vol. 27, n° 4.

LONA (F.), 1950. — Contributi alla storia della vegetazione e del clima nella Val Padana. Analisi pollinica del giacimento villafranchiano di Leffe (Bergamo). *Atti Soc. It. Scienze Nat.* LXXXIX, Milano.

LUMLEY (H. de), 1959. — La grotte de la Masque (Vaucluse). *Bull. S.G.F.*, 7e série, t. I.

LUMLEY (H. de), 1965. — Le paléolithique ancien et moyen du midi méditerranéen dans son cadre géologique. *Thèse polycopiée, Paris.*

LUTTIG (G.), 1958. — Stratigraphie Bemerkungen zum nicht marinen Quartär Mittel - Italiens. *Geol. Jahrbuch.* Bd 75.

LUTTIG (G.), 1959. — Zur Stratigraphie und Paläogeographie des mittelitalienischen Pliopleistozäns. *Zeitschrift der D. Geol. Gesellschaft*, Bd 111, 2. Teil.

LYDEKKER (R.), 1884. — Indian tertiary and post-tertiary vertebrata. Siwalik and Narbada carnivora. *Paleontologia indica*, ser. X, vol. II.

LYDEKKER (R.), 1886. — On some vertebrats from the Red Crag. *Qu. Journ. Geol. Soc. London*, vol. 42.

LYDEKKER (R.), 1890. — On the ocurrence of stripted *hyaena* in the tertiary of the val d'Arno. *Qu. Journ. Geol. Soc.*, t. 46, p. 62.

MAIER VON MAYERFELS (St.), 1929. — Die stammes Geschichtestellung von *Ursus böcki* Schlosser. *Földt Közl*, Budapest, LVIII.

MARION (A., F.), 1867. — Première observation sur l'ancienneté de l'homme dans les Bouches-du-Rhône. Ext. des *Séances du Congrès Scientifique de France*, Aix, t. I.

MARION (A., F.), 1883. — Esquisse d'une topographie zoologique du Golfe de Marseille. *Ann. du Mus. de Marseille*, t. I.

MARTELLI (A.), 1906. — Su due mustelidi e un felide del Pliocene toscano. *Bull. Soc. Geol. Italiana*, XXV.

MATTEW (W., D.), 1910. — The phylogany of Felidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*

MATTEW (W., D.), 1929. — Critical observations upon Siwalik Mammals. *Bull. amer. Mus. Nat. Hist.*, LVI.

MATTEW (W., D.), 1930. — The phylogeny of dogs. *Journ. Mammals*, vol. II.

MAYET (L.), 1922. — La faune villafranchienne des sables de Chagny (S.-et-L.). *C. R. des séances de l'Acad. des Sc.* T. CLXXIV, n° 19.

MAYET (L.) et ROMAN (F.), 1923. — Les éléphants pliocènes. 1re partie : *Elephas planifrons* F. des sables de Chagny et faunes de mammifères d'âge villafranchien Saint-Prestien. *Ann. Uni. de Lyon*, N. S. I., fasc. 43.

MERLA (G.), 1949. — I Leptohos Rûtim. italiani. *Paleontographia Italica*, vol. XLVI, n. ser., vol. XVI.

MILLER (G., S.), 1912. — Catalogue of the Mammals of western Europe. Collection of the British Museum, Clowes and Son.

MINGAUD (G.), 1912. — Faune des Vertébrés du Gard. Ex. de *Nîmes et le Gard*, Congrès de l'AFAS, à Nîmes.

MIVART (St G.), 1890. — Dogs, Jsckals, wolves and foxes, a monograph of the Canidae. London.

MOTTL (M.), 1941. — Canidenreste von Jagsthausen und von Karlstadt. *Paläont. Z.* 22, Berlin.

Source : MNHN, Paris

MOTTL (M.), 1942. — Beiträge zur Säugetierfauna der Ungarischen alt und jung pleistozänen Flussterrassen. *Mitt. aus dem Jahrbuch der Kgl. Ungar. Geol. Anstalt*, Bd XXXVI, Heft 2.

MOTTL (M.), 1947. — Die Pleistozäne Säugetierfaune des Frauenlochs im Rotschgraben bei Stubing. *Verhandlungen der geologischen Bundesanstalt*, Heft 1-2.

MOTTL (M.), 1951. — Die Repolust-Höhle bei Peggau (Steiermark) und ihre eiszeitlichen Bewohner. *Archaeologia austriaca*. Beiträge zur Paläanthropologie Ur und Frühgeschichte Österreichs, Wien, H. 8.

NEHRING (A.), 1890. — Über *Cuon alpinus foss.* aus dem Heppenloch in Württemberg. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin.*

NEHRING (A.), 1890. — Über *Cuon alpinus fossilis* Nehring nebst Bemerkungen über einige andere fossile Caniden *Neues Jahrbuch fur Mineralogie Geologie und Paläontologie*, Bd II, Stuttgart.

NEHRING (A.), 1891. — Communication sur le *Cuon Bourreti* Harlé, de la grotte de Malarnaud. *Gesellschaft naturforschender Freunde von Be*, Berlin.

NEHRING (A.), 1891. — Die ehemalige Verbreitung der gattung Cuon in Europa. *Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschen der Freude zu Berlin.*

NEHRING (A.), 1891. — Diluviale Reste von *Cuon*, *Ovis*, *Saiga*, *Ibes* und *Rupicapra* aus Mähren. *Neues Jahrbuch für Mineralogie*, *Geologie und Paläontologie*, Stuttgart, II Bd.

NEWTON (E., T.), 1880. — On the occurence of the glutton *gulo luscus* Linn. in the « Forest Bed of Mundesley », Norfolk. *Geol. Mag.*, N. S. London (2), 7.

NEWTON (E., T.), 1882. — The vertebrata of the Forest - Bed series of Norfolk and Suffolk. *Mem. Geol. Surv. Engl. Wales.*

NEWTON (E., T.), 1891. — The vertebrate of the Pliocene deposits of Britain. *Mem. Geol. Surv. un. Kingdom.*

NEWTON (E., T.), 1913. — On the remains of *Ursus etruscus* (= *Ursus arvernensis*) from the pliocene deposits of Tegelen sur Meuse. *Verhandelingen van het geologischming bouwundig genoot shap voord Nederland en Kolonien.* Ceolog. série, Deeb, 1.

OSBORN (H., F.), 1922. — Pliocene (Tertiary) and early Pleistocene (Quaternary) Mammalia of East Anglia. *Geol. Mag.* LIX, nº 700.

OWEN (R.), 1845. — Note sur la découverte faite en Angleterre de reatea fossilea d'un quadrumane du genre Macaque dans une formation d'eau douce appartenant au niveau Pliocène. *C.R.Acad. Sc.* 21.

PALES (L.), 1929. — Panthères fossiles de la région de Malarnaud (Ariège). *Bull. Soc. d'Hist. Nat. Toulouse*, t. LVIII.

PALES (L.), 1929. — Nouvelles découvertes de *Cuon* dans la région de Malarnaud (Gortte de Las Maretas). *Bull. Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*, t. VIII, fasc. 4.

PARENT (H.), 1928. — Un gisement de l'âge du Renne en Provence. *C. R. Som. S. G. F.*, nº 17.

PAULUS (M.), 1947. — Études sur la faune quaternaire de la vallée inférieure du Gard ou Cardon, *Bull. du Museum d'Hist. Nat. de Marseille*, t. VII, nº 1.

PAULUS (M.) et TRON (C.), 1945. — Études sur la faune quaternaire de la vallée inférieure du Gard ou Gardon. *Bull. du Museum d'Hist. Nat. de Marseille*, t. V, nº 3.

PEI (W., C.), 1934. — On the Carnivora from locality 1 in Chou Kou Tien. *Palæontologia sinica*, série C, vol. VIII, fasc. 1.

PEI (W., C.), 1939. — New fossil material and artefacts collected from the Choukoutien region during the years 1937 to 1939. *Bull. Soc. Geol. China*, 19, 3, Peiping.

PETENYI, 1864. — Hinterlassene Werke. *Ungar - Akad. d. Wissensch.* Budapest.

PILGRIM (G.), 1931. — Catalogue of the pontian Carnivora of Europe. *British Mus. Nat. History*, London.

PILGRIM (G.), 1932. — The fossil carnivora of India. *Pal. Indica*, n. s. 18.

PIRAUD (V.), 1928. — Les dernières captures de Lynx dans les Alpes françaises. *Proc. Verb. de la Soc. dauphinoise d'Études biologiques.*

PIRAUD (V.), 1929. — Au sujet de la disparition du Lynx *Rev. d'Hist. Nat. appliquées*, 1re partie, vol. X.

PIVETEAU (J.), 1945. — Note préliminaire sur un *Machairodus* du gisement de Perrier (P.-de-C.). *C. R. Som. Soc. Geol. de France.*

PIVETEAU (J.) *in* JUNG (J.), 1946. — Géologie de l'Auvergne et de ses confins Bourbonnais et Limousins. *Mem. Serv cart. Geol. de France.*

PIVETEAU (J.), 1948. — Un félidé du Pliocène du Roussillon. *Ann. de Paléontologie*, t. XXXIV.

PIVETEAU (J.), 1961. — Les carnivores. Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 1, Masson et Cie Éditeurs.

POMEL (A.), 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire.

Source : MNHN, Paris

Pons (A.), 1964. — Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocène de la région rhodanienne. *Ann. des Sc. Nat. Botanique*, Paris, 12e série, T. V.

Poser (H.) et Cailleux (A.), 1950. — Interprétation climatique du gisement villafranchien de Saint-Vallier. *C. R. Som. Soc. Biogéog.*, 236.

Prat (F.), 1956. — Le grand équidé des brèches ossifères de Montoussé (Htes-Pyr.) *P. V. de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, vol. 96.

Prat (F.), 1958. — Présence d'*Equus* (*Asinus*) *hydruntinus Regalia* dans des horizons magdaléniens girondins. *Bull. Soc. P. F.*, t. LV, fasc. 5-6.

Reichenau (W. von), 1906. — Beiträge zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. *Abh d. Grossh. Geol. L. A. zu Darmstadt*, Bd 4, Heft 2.

Reichenau (W. von). — 1910. — Revision der Mosbascher Säugetier fauna. *Notizbl. d. verf. f. Erdkunde und der Grossh. Hess. Geol. L. A. zu Darmstadt*, IV F. Heft 31.

Reid (Cl), 1890. — The pliocene deposits of Britain. *Mem. Geol. Surv. Un. Kingdom.* VIII.

Reynolds (S., H.), 1902. — A monograph on the British Pleistocene. Mammalia, vol. II, part. I, the cave *Hyaena. Palaeontographical Society*, vol. 56.

Ristori (G.), 1898. — L'Orso pliocenico di Val d'Arno e d'Olivola. *Palaeontogr. Italica*, III.

Rivière (E.), 1873. — Paléontologie des Alpes-Maritimes. *Archives des missions scientifiques et littéraires publiées par le Ministère de l'Instruction publique*, 3e série, t. I, Paris.

Rivière (E.), 1878. — Grotte de Grimaldi. *Association Française pour l'avancement des Sciences.* Paris (p. 622).

Rode (K.), 1931. — Über die Bären von Taubach une Ehringsdorf. *Paläont. Zeitschr.* 13.

Rode (K.), 1933. — Über die Bären reste von Steinheim an der Murr. *Z. Säugetierkde*, 8, Berlin.

Roman (F.), 1919. — Sur un crâne de Hyène provenant de la caverne de la Baume-Longue à Diona (Gard). *Bull. Soc. d'Et. Sc. Nat. de Nîmes*, t. XLII.

Ruger (L.), 1928. — Beiträge zur Kenntnis der altdiluvialen Faune von Mauer. *Géol. und. Paläont. Abh.*, N. F. Bd 16, Heft 2.

Saint-Perrier (R.), 1922. — Nouvelles recherches dans la caverne de Montmaurin. L'*Anthropologie*, t. XXXII.

Samson (P., M.) et Raduslesco (C.), 1963. — Les faunes mammalogiques du Pléistocène inférieur et moyen de Roumanie. *C. R. Acad. des Sc*, t. CCLVII, n° 5.

Schaub (S.), 1926. — Uber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. *Ecl. Geol. Helv.*, 19.

Schaub (S.), 1939. — Was ist *Felis elata* Bravard. *Eclogae geologicae Helvetiae*, vol. XXXII.

Schaub (S.), 1941. — Ein neues Hyaenidengenus der Montagne de Perrier. Bericht der schweizerischen Paläont. Ges., *Eclogae geologicae Helvetiae*, vol. 34, n° 2.

Schaub (S.), 1942. — Un nouveau félidé de Sénèze (H.-L.), *Eclog. Geol. Helvetiae*, p. 35, n° 2.

Schaub (S.), 1944. — Dei oberpliocaene Saügetierfauna von Sénèze (H.-L.) und ihre verhreitungsgeschichte Stellung. Schweizerischen Paläontol. Gesellschaft, *Eclogae Geol. Helvetiae*, vol. 36, n° 2.

Schaub (S.), 1949. — Révision de quelques carnassiers villafranchiens du niveau des Etouaires (Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme), *Eclog. Geol. Helvetiae*, vol. 42, n° 2.

Schimdtgen (O.), 1922. — *Felis pardus* aus den Moshacher Sanden. *Jahrb. d. Nassauischen verf. f. Naturkunde*, Jahrg. 74.

Schlosser (M.), 1899. — *Parailurus anglicus und U. Böcki* aus den Ligniten von Baroth-köpecs. *Mitt. Jahrb. k. Ung. Geol. Anstalt*, Budapest, XIII, Heft. 3.

Schlosser (M.), 1890. — Die Affen, Lemuren, Insectivoren, Marsupialen, Creodonten und Carnivoren des europäischen tertiärs. Wien, Alfred Hölder.

Schlosser (M.), 1923. — Neue funde von fossilen Wirheltieren in Spanien. *Cent. Min. Geol. Paleont.* Stuttgart.

Schmid (E.), 1940. — Variations-statische Untersuchungen am Gehiss Pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Z. f. Säugetierkunde*, 15.

Schmid (E.), 1949. — Über einen Leopardenfund von Tauhach. *N. J. für Mineralogie*, etc. Monatsh, Abt. B.

Schreuder (A.), 1945. — The Tegelen fauna with a description of new remains of its rare components. *Arch. Neerl. Zool.* 7.

Serres (M. de), Dubreuil et Jeanjean, 1828. — Recherches sur les ossements fossiles des cavernes de Lunel-Viel (Hérsult). *Mémoire du Muséum*, t. 17.

Serres (M. de) et Jeanjean, 1828. — Mémoires sur diverses espèces d'hyènes fossiles découvertes dans les cavernes de Lunel-Viel. *Mém. du Muséum d'Hist. Nat.*, t. XVII.

Source : MNHN, Paris

SERRES (M. DE), DUBREUIL et JEANJEAN, 1839. — Recherches sur les ossements humatiles des cavernes de Lunel-Viel. Boehm et Cie, imprimeurs, éditeur L. Castel, Servalle libraires.

STCKENBERG (O.), 1929. — Eine neue Antilope und andere Säugetierreste aus dem Obermiozän Niederösterreichs. *Palãobiologica*, 2.

SIMPSON, 1947. — Holartic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. *Bull. of the Geol. Soc. of America*, vol. 58.

SÖERGEL (W.), 1925. — Die Säugetierfauna des altdiluvialen Tonlagers von Jockgrim in der Pfalz. *Z. Deutsch. Geol. Ges.*, 77, Abh. 3.

SÖERGEL (W.), 1926. — Der Bär von Süssenborn. *N. Jahrbuch für Mineralogie.* Beilage Band LIV. B.

SÖERGEL (W.), 1928. — Ein kleiner Wolf aus den Kiesen von Süssenborn. *Z. Deutsch. Geol. Ges.* 80, Abh. 2.

SÖERGEL (W.), 1930. — Die Bedeutung variations ststitischer Untersuchungen für die Säugetier-Paläontologie. *Neues Jb. f. Min.*, B. B., LXIII, Abt B.

SÖERGEL (W.), 1936. — *Hyaena brevirostris* Aymard und *Hyaena* ex. aff. *Crocotta* Erxl. aus den Kiesen von Süssenhorn. *Zeitschrift der D. G. Gesellschaft*, Bd 88, Heft 8.

SÖERGEL (W.), 1937. — Die Stellung der *Hyaena spelaea* goldf. aus der lindentaler Hyaenen-höhe bei Gera. Beitrage zur Geologie von Thuringen. *Thuring. Geol. ver.* hd IV, heft 5.

SÖERGEL (W.), 1939. — Unter welchen Klimatischen Verhältnissen lebten zur Bildungszeit der altdilvialen Kiese von Süssenborn, *Rangifer, Ovibos* und *Elephas trogonterii* in Mittel und Nord Deutschland? *Z. Deutsch. Geol. Ges.*, 91.

SÖERGEL (W.), 1940. — Die Massenvorkommen des Höhlenbären. Gustav Fischer Editeurs. Jena.

STEFANI (C. DE), 1887. — Sulle lignite della valle di Serchio. *Atti della R. Academia Economico Agradia di Firenze*, série VI, vol. X.

STEFANI (C. DE), 1887. — Le ligniti del bacino di Castelnuovo di Carfagnana. *Boll. R. Comitato Geologico*, vol. XVIII.

STEFANI (C. DE), 1889. — Il lago pliocenico e le ligniti di Barga nella valle del Serchio. *Boll. R. Comitato Geologico*, vol. XX.

STEHLIN (H. G.), 1905. — Une faune à *Hipparion* à Perrier. *Bull. Soc. Geol. de France*, 4e série, t. IV.

STEHLIN (H. G.), 1912. — Les sables de Rosières. *B.S.G.F.*, 4e série, t. XII.

STEHLIN (H. G.), 1923. — Die oberpliozäne Fauna von Senèze (H. L.). *Eclogae Geol. Helv.*, 18.

TEILHARD DE CHARDIN (P.), 1915. — Les carnassiers des Phosphorites du Quercy. *Ann. de Paléont.* IX.

TEILHARD DE CHARDIN (P.), 1940. — The fossils from locality 18 near Peking. *Palaeontologia sinica*, (C), 9, Chungking.

TEILHARD DE CHARDIN (P.) et PIVETEAU (J.), 1930. — Les mammifères fossiles de Nihowan. *Annales de Paléontologie*, t. XIX.

TEILHARD DE CHARDIN (P.) et Piveteau (J.), 1932. — Nouvelle étude sur le *Cervus ertborni* Dub. des argiles de la Campine. *Bull. Mus. d'Hist. Nat. Belge*, 8.

TEILHARD DE CHARDIN (P.) et LEROY (P.), 1945. — Les Mustelidés de Chine. *Institut de Géobiologie*, n° 12.

TEILHARD DE CHARDIN (P.) et LEROY (P.), 1945. — Les Félidés de Chine. *Institut de Géobiologie*, n° 11.

THENIUS (E.), 1947. — Ergebnisse neuer Augrabungen in altpleistozän von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). *Anz. Akad. Wiss.*, 6, Wien.

THENIUS (E.), 1947. — Bemerkungen über fossilen Ursiden (Mammalia). *Sitzungsberichte Osterreichische Akad. der Wissenschaften*, Abt I, 156 Bd, 3 und 4 Heft.

THENIUS (E.), 1953. — Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. *Neues Jahrbuch Geol. Pal.*, monatshefte.

THENIUS (E.), 1954. — Die Caniden (*Mammalia*) aus dem altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. *Neues Jb. Geol. u. Paläont.*, Abd. 99, 2.

THENIUS (E.), 1965. — Die Carnivoren Reste aus dem Altpleistozän von Voigstedt bei Sangerhausen in Thüringen. *Paläontologische Abhandlungen*, Aht. A, Paläozoologie, Band II, beft 2/3.

THENIUS (E.), 1965. — Über das Vorkommen streifen Hyänen (Carnivora, Mammalia) in Pleistozän Niederösterreichs. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 68.

THEVENIN (R.), 1952. — Les petits esrnivores d'Europe : Belette, Hermine, Putois, Furet, Loutre, Marte, Fouine, Blaireau, Genette, Mangouste, Chat, Lynx, Renard, Isatis. Paris, Payot, 294 p.

TOBIEN (H.), 1957. — *Cuon* Hodg. und *Gulo* Frisch (Carnivora, mammalia) aus den altpleistozänen Sanden von Moshach bei Wiesbaden. *Acta zoologica cracoviensia*, t. II, n° 18.

Source : MNHN, Paris

TOURNOUER (H.), 1876. — Notes paléontologiques. *Réunion Soc. Géol.* à Fréjus et Nice. *B.S.G.F.* (3), V.

ULYSSE-DUMAS (J.), 1944. — La préhistoire du Gard. Le Quaternaire. *Soc. d'Études des Sc. Nat. de Nîmes*, Ateliers Bruguier, Nîmes.

VAUFREY (R.), 1929. — Les éléphants nains des îles méditerranéennes. *Mém. de l'Institut de Puléontologie Humaine*, n° 6.

VENZO (S.), 1953. — Stadi della glaciazione del « Dousu » sotto al Günz nella serie lacustre di Leffe (Bergamo, Lombardia). *Geologica Bavarica*, n° 19.

VILLALTA (J. F. DE), 1952. — Contribucion al conocimiento de la fauna de mammiferos fosiles del Plioceno de Villaroya (Logrono). *Bull. Inst. Geol. y Min. Espanu*, LXIV, p. 1-201.

VIRET (J.), 1933. — Observations relatives à l'âge des sables pliocènes de Perrier (P.-de-D.). *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, t. XLV.

VIRET (J.), 1939. — Monographie paléontologique de la faune de Vertébrés des sables de Montpellier. III. Carnivora fissepedia. *Travaux du Lab. de Géol. de la Fac. des Sc. de Lyon*, fasc. XXXVII, mém. 2.

VIRET (J.), 1947. — Sur les Ursidés de Bruges (Gironde). C. R. de la Soc. Paléont. Suisse; *Eclogue Geologicae Helvetiae*, vol. 40, n° 2.

VIRET (J.), 1950. — *Meles thorali* n. sp. du loess villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). *Eclog. Geol. Helvetiue*, 43, Basel.

VIRET (J.), 1954. — Le loess à banes durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles archives du Muséum d'Hist. Nat. de Lyon*, fasc. IV.

VIRET (J.), 1955. — Considérations sur les faunes villafranchiennes d'Europe. II Cursillo Intern. de Paleont. de Sabadell. Voll. de Cursillo y conferencias del Instituto « Lucas Mallada », Madrid.

VOELCKER (I.), 1930. — *Felis issiodorensis* Croizet von Mauer. *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschoften*, 12 Abh.

WEITHOFER (A.), 1888. — Die Fossilen Hyänen des Arnothales in Toskana. *Denksch. der Kuis. Akad. der Wissenschaften Math. naturfwis. Klasse*, Bd 55.

WEITHOFER (A.), 1889. — Über die tertiären Landsäugethiere Italiens. *Jahrbuch d. k. k. Geol. Reichesanstallt.*

WEITZEL (K.), 1936. — Über Reste von Mosbacher Wölfen. *Notizblatt der Hessischen geologischen londesanstalt zu Darmstadt* für das Jahr 1935. Darmstadt, V. Folge H. 17.

WERNERT (P.), 1957. — Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsace : Achenheim. *Mémoire du Service de lo carte géologique d'Alsace et de Lorraine*, n° 14.

WURM (A.), 1912. — Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Säugetierfauna von Mauer a. d. Elsenz (bei Heidelberg). *Felis leo fossilis. Jahresber. und mitt. d. oberrh. Geol. Vereins*, IV, F. Bd II, Heft 1.

ZAPFE (H.), 1946. — Die altpleistozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. *Juhrbuch der Geologischen Bundesunstalt*, XCI Bend, Heft 3 et 4.

ZDANSKY (O.), 1924. — Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Pul. Sinica*, série C, II, fasc. 1.

ZDANSKY (O.), 1925. — Quartäre Carnivoren aus Nord-China. *Paleontol. Sinica*, série C, fasc. 2.

Source : MNHN, Paris

LISTE DES TABLEAUX

Pages

1. Principaux gisements paléontologiques quaternaires du Sud-Est de la France dans leur cadre chronologique..... 52
2. Gisements paléontologiques quaternaires types du Sud-Est de la France : leur extension dans le temps..... 54
3. Crânes de *Canis etruscus* des couches CD et D (grotte de l'Escale)..... 72
4. Dents supérieures de *Canis etruscus* de l'ensemble inférieur de la grotte de l'Escale..... 73
5. Mandibules de *Canis etruscus* de l'ensemble inférieur de la grotte de l'Escale..... 74–75
6. Crânes et dents supérieures de *Canis etruscus* de la cenche H (grotte de l'Escale)..... 77
7. Mandibules de *Canis etruscus* de l'ensemble supérieur de la grotte de l'Escale..... 78–79
8. Squelettes de *Canis etruscus* en connexion (grotte de l'Escale)..... 81
9. Humérus de *Canis etruscus* de la grotte de l'Escale..... 83
10. Radius de *Canis etruscus* de la grotte de l'Escale..... 85
11. Fémurs de *Canis etruscus* de la grotte de l'Escale..... 88
12. Tibias de *Canis etruscus* de la grotte de l'Escale..... 90
13. Squelettes actuels de *Canis lupus* L..... 91
14. Mensurations de Del Campana (1913) relatives aux *Canis* fossiles du Val d'Arno..... 94
15. *Canis* de petite taille de différents gisements français..... 98
16. Crânes et dentitions supérieures de *Canis lupus lunellensis* n. ssp. (grotte de Lunel-Viel)..... 103
17. Mandibules de *Canis lupus lunellensis* n. ssp. (grotte de Lunel-Viel)..... 106–107
18. Dents inférieures de Loups rissiens..... 110
19. Mensurations des Loups sauvages actuels de Provence (d'après M. Paulus, 1947)..... 111
20. Crânes de Renards actuels..... 116
21. Dents supérieures de Renards actuels..... 117
22. Dents inférieures de Renards actuels..... 116
23. Mesures extrêmes des dents de Renards des différentes espèces et sous espèces actuelles..... 118
24. Crânes des *Vulpes vulpes* du Quaternaire moyen du Sud-Est de la France..... 121
25. Dentitions supérieures et dents isolées du *Vulpes vulpes jansoni* (grotte de l'Escale)..... 122
26. Mandibules et dentitions inférieures de *Vulpes vulpes jansoni* (grotte de l'Escale)..... 123
27. Dentitions de *Vulpes donnezani*, le Renard pliocène du Roussillon..... 126
28. Dents supérieures de *Vulpes praeglacialis* (grotte de l'Escale)..... 131
29. Mandibules et dents inférieures de *Vulpes praeglacialis* (grotte de l'Escale)..... 132–133
30. Dentitions d' « *Alopex* » *praeglacialis*, d'après T. Kormos, 1932..... 135
31. Humérus de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence..... 136
32. Radius de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence..... 136
33. Cubitus de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence..... 138
34. Fémurs de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence..... 138
35. Tibias de Vulpidés actuels et fossiles (Quaternaire moyen) de Provence..... 139
36. Tarsiens de Vulpidés de la grotte de l'Escale..... 141
37. Dentition de *Vulpes alopecoides*..... 143
38. Mandibules de Cuons (Quaternaire ancien et moyen)..... 150

Source : MNHN, Paris

39. Dents inférieures de *Cuon alpinus europaeus* de divers gisements français 152
40. Crânes d'*Hyaena prisca* (grotte de Lunel-Viel) 158
41. Mandibules d'*Hyaena prisca* de Provence 161
42. Métapodes isolés d'*Hyaena prisca* (grotte de Lunel Viel) comparés à ceux d'*Hyaena striata* actuelle 165
43. *Hyaena prisca* des grottes pyrénéennes françaises 170
44. Os longs d'*Hyaena* fossile du Portugal 170
45. Crânes de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 182
46. Dentitions supérieures isolées de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 183
47. Mandibules de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 186–188
48. Dentitions de lait de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 191
49. Dents de lait d'Hyènes actuelles (d'après B. Kurten, 1956) 192
50. Dents d'Hyènes actuelles (d'après Kurten, 1956) 193
51. Os longs de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 196
52. Tarsiens de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 198
53. Métapodes isolés de *Crocuta spelaea intermedia* (grotte de Lunel-Viel) 200
54. *Crocuta spelaea intermedia* de divers gisements d'Europe 203
55. *Crocuta spelaea* würmienne du Sud-Est de la France 207
56. Mandibules et dents inférieures des petits ursidés du Quaternaire moyen d'Europe 214
57. Mandibules et dents inférieures d'*Ursus ruscinensis* du Pliocène de Perpignan 215
58. Tuberculeuses supérieures des grands Ours quaternaires 220
59. Os longs des grands Ours quaternaires 222
60. Métacarpiens des grands Ours quaternaires 223
61. Métatarsiens des grands Ours quaternaires 228
62. Robustesse comparée des métapodes des Ours de l'Escale 232
63. Crânes et maxillaires supérieurs d'Ours des cavernes würmiens du Sud-Est de la France 235
64. Maxillaires inférieurs d'Ours des cavernes würmiens du Sud-Est de la France 236
65. Os longs d'Ours des cavernes würmiens du Sud-Est de la France 236
66. Métapodes de l'Ours des cavernes de Gargas 238
67. Dents du petit Ours de Grimaldi (grotte du Prince) 241
68. Dentitions supérieures d'*Ursus arctos* anté-würmiens d'Europe 244
69. Mandibules des Ours « préarctoïdes » d'Europe 245
70. Dents d'Ours bruns (*U. arctos*) actuels et fossiles 247
71. Dentitions supérieures de *Jansofelis* n. g. *vaufreyi* n. sp. (grotte de l'Escale) 252
72. Dentitions inférieures de *Jansofelis* n. g. *vaufreyi* n. sp. (grotte de l'Escale) 254
73. Squelette de *Jansofelis* n. g. *vaufreyi* n. sp. (grotte de l'Escale) 258
74. Félins actuels, d'après Del Campana, 1915 263
75. Dentitions de Félins Plioquaternaires 264
76. Principales mesures dentaires des Lynx actuels d'après Miller, 1912 266
77. Crânes et dentitions supérieures de *Félis* (*Lynx*) *spelaea* (grotte de l'Escale) 268
78. Mandibules de *Felis* (*Lynx*) *spelaea* (grotte de l'Escale) 269
79. Squelette de *Lynx spelaea* (grotte de l'Escale) 271
80. Squelette de Lynx actuels 272
81. Calcanéums de *Lynx spelaea* (grotte de l'Escale) 274
82. Astragales de *Lynx spelaea* (grotte de l'Escale) 274
83. Mandibules de *Lynx spelaea* (grotte de Lunel-Viel) 278

Source : MNHN, Paris

84. Lynx du Quaternaire ancien et moyen 281
85. Dentitions des *Lynx spelaea* du Sud-Est de la France au Quaternaire moyen et supérieur 286
86. Patte avant des Lynx de Campefiel (collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Nîmes) 288
87. Patte arrière des Lynx de Campefiel (collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Nîmes) 287
88. Dentitions inférieures des Chats sauvages du Sud-Est de la France 291
89. Dentitions supérieures des Panthères du Quaternaire ancien et moyen 295
90. Dentitions inférieures des Panthères du Quaternaire ancien et moyen 299
91. Dentitions supérieures des Panthères du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France 302
92. Dentitions inférieures des Panthères du Quaternaire supérieur du Sud-Est de la France 303
93. Métapodes de *Felis spelaea* 307
94. Dentitions supérieures de *Felis spelaea* 308
95. Dentitions inférieures de *Felis spelaea* 308
96. Crâne et dentition supérieure de *Gulo gulo schlosseri* (grotte de l'Escale) 311
97. Dentitions inférieures de *Gulo gulo schlosseri* (différents gisements d'Europe) 314
98. Squelette de *Gulo gulo schlosseri* (grotte de l'Escale) 316
99. Dents supérieures d'Hermine 320
100. Mandibules d'Hermines du Quaternaire moyen 321
101. Crânes et dentitions supérieures de *Meles thorali* du Quaternaire ancien et moyen 326
102. Dentitions inférieures de Blaireaux du Quaternaire moyen 327
103. Blaireaux du Quaternaire supérieur et de l'époque actuelle (Sud-Est de la France) 329
104. Répartition géographique et chronologique des différentes formes de Canidés quaternaires en Europe 334
105. Répartition géographique et chronologique des différentes formes d'Hyaenidés quaternaires en Europe 335
106. Répartition géographique et chronologique des différentes formes d'Ursidés quaternaires en Europe 337
107. Répartition géographique et chronologique des différentes formes de Félidés quaternaires en Europe 340
108. Répartition géographique et chronologique des différentes formes de Mustélidés quaternaires en Europe 343
109. Succession des faunes au Quaternaire ancien et moyen en Europe sud-occidentale 354

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INDEX DES NOMS DE LIEUX

Abbeville, 51, 125, 217, 249, 276, 309, 338, 339, 348.
Achenheim, 99, 142, 202, 216, 217, 229, 234, 276, 282, 292, 293, 336, 341.
Adaouste, 52, 54, 61, 144, 247, 318, 342.
Amérique du Nord, 215.
Arde, 267.

Balauzière (Grotte de la), 52, 54, 109, 110, 129, 130, 205, 234, 239, 246, 287, 288, 301, 323, 329, 356.
Bammentahl, 354.
Barot-Kopecz, 215, 216.
Baume-Longue, 110, 178, 205, 234, 235, 246, 287, 305, 323.
Bau de l'Aubesier (Abri du), 110, 129, 146, 305.
Bayol (Grotte), 52, 129, 235, 246, 357.
Beremend, 140, 215, 216, 323, 332.
Berigoure (Barre de), 246.
Besse, 52, 54, 348.
Blanca (La), 153.
Bonaria (Brèche de), 153.
Bordes-sur-Lez, 229, 336.
Brassó, 140.
Bruges, 216, 243, 246.
Bucca del Tasso, 153.
Bugiulesti, 101.

Cajarc, 98.
Calmette (Grotte de la), 205.
Camisards (Grotte des), 235.
Campefiel (Grotte de), 109, 110, 129, 205, 234, 235, 287, 288.
Capo Caccia (Grotte de), 153.
Cap Roux, 110, 234.
Castillo, 226, 230.
Caucase, 238.
Cèdres (Grotte des), 52, 61, 110, 247, 287, 318, 324, 342.
Certova Dira, 153.
Ceyssaguet, 97, 276.
Cragny, 226.
Chateaudouble (Caverne de), 129, 247.
Chateau-Gombert, 110.
Chateauneuf-sur-Charente, 318.
Chatillon-Saint-Jean, 52, 54, 58, 109, 129, 202, 234, 282, 355.
Chèvres (Grotte des), 234.
Chinchon, 52, 61.
Choukoutien, 215, 217.
Cimay, 52, 54, 55, 211, 242, 338.
Combarelles, 310.
Combe-Grenal, 234, 287, 355, 357.
Concud, 99.
Cornille (Abri), 52, 61.
Cotencher, 124, 153.
Coupet (Le), 209, 276, 277.
Csarnóta, 97, 100, 292.
Cucurron, 344.
Cze Chuan, 215.

Deutschaltenburg, 99.
Durfort, 52, 54, 347.

Ebebbach, 227, 336.
Elbe, 218.
Equi, 153.
Erpfingen, 99, 319, 328.
Escale, 49, 52, 54, 55, 63, 115, 145, 155, 219, 230, 250, 267, 311, 319, 324, 331, 333, 336, 342, 351.
Esquicho-Grapaou, 110.
Es-Taliens, 97, 169, 336, 352.
Evenos, 211.

Fontbe (Grotte de), 129.
Fontechevade, 129, 144, 151, 200, 204, 234, 282, 332.
Forest-Bed, 99, 215, 228, 316.
Fouvent, 318.
Frauenloch, 247.
Frioul (Iles du), 218.
Furninha, 99, 169, 230, 336.

Gardon (Grottes du), 61, 109, 110, 144, 205, 234, 235, 246, 305, 310, 329, 338, 357.
Gargas, 134, 224, 225, 233, 237, 243, 338.
Gerbaï, 287.
Gombaszög, 97, 209, 215, 228, 263, 292, 300, 309, 316 328, 336, 338, 339, 342, 352.

Source : MNHN, Paris

Grimaldi, 51, 54, 65, 110, 129, 213, 234, 236, 247, 274, 290, 293, 304, 324, 329, 357.

Heppenloch, 142, 149, 151, 332.
Hirondelle de Firolles (Grotte de l'), 234.
Hollabrun, 173.
Honan (Province du), 210, 265.
Hundsheim, 51, 96, 142, 147, 151, 219, 226, 227, 228, 249, 293, 300, 309, 323, 324, 331, 332, 336, 339, 352.

Inde, 96.
Irimesti, 101.
Issoire, 109.
Istres, 54.

Jagsthausen, 99, 227.
Japon, 96.
Jockgrim, 99, 227, 336.

Kalkberg, 140, 276, 332.
Karlstadt, 99.
Kent (Cavernes du), 202.
Kovesvarád, 265.
Kreuznach, 173.

Larry (Grotte de), 234.
Las Maretas, 153.
Latronne (Baume), 234-235.
Lazaret, 52, 58, 60, 109, 129, 282, 301, 355, 356.
Leffe, 346.
Leztxiki, 342.
Lherm, 301, 310, 318.
Lindental, 202.
Lureron (Dépots pontiens du), 176.
Lunel-Viel, 49, 52, 54, 55, 101, 113, 127, 145, 146-151, 156, 178, 229, 276, 289, 290, 294, 304, 320, 323, 325, 336, 341, 353.
Luparello, 218.

Mainz-Wiesbaden, 215.
Malarnaud, 145, 151, 153, 301.
Manda (Grotte), 110, 129.
Mars (Grotte de), 52, 61, 109, 145, 149, 153, 205, 243, 300, 301, 304, 333, 338, 356.
Marseille (Travertins de), 52, 54, 348.
Marseille (Golfe de), 218.
Maspino, 230, 232, 243, 244.
Masque (La), 110, 246.
Mauer, 51, 99, 215, 226, 227, 229, 232, 276, 277, 293, 309, 310, 336, 341, 354.
Mauer-Bammenthal, 215, 338, 354.
Mège (Abri), 323.
Mialet, 234, 235, 301, 319.
Mixnitz, 235, 237, 238.
Mont de Chateau (Brèches du), 234.
Montfort, 223.
Montgaudier, 223, 226.
Montmaurin, 97, 169, 216, 249, 276, 309, 336, 339, 352.
Montpellier (Sables de), 175, 215, 341, 345.
Montopolli, 142.
Montousse, 97, 276.
Montsaunes, 97, 151, 169, 229, 230, 293, 336, 353.
Mosbach, 51, 97, 99, 125, 146, 149, 151, 209, 213, 215, 226, 230, 289, 297, 300, 309, 316, 324, 328, 331, 332, 336, 338, 341, 342, 350.

Nagyharsanyberg, 125, 276.
Narbada, 215.
Neschers, 109.
Nihowan, 248, 282.
Notre-Dame des Neiges, 110.

Observatoire, 51, 52, 54, 58, 144, 145, 151, 153, 234, 287, 289, 290, 293, 300, 305, 329, 333, 341.
Ofenberger, 153.
Olivola, 51, 92, 93, 110, 209, 226, 263, 280, 309, 323, 339, 347, 352.
Ostine, 95.

Pâques, 246.
Pastore, 243.
Payan (Baume de), 234.
Pech de l'Aze, 234, 282, 355.
Pechialet, 219, 243, 244.
Perpignan, 127, 282.
Perrier, 215, 277, 279, 323, 342.
Perrier-Etouaires, 226, 257, 280, 345.
Perrier-Pardines, 258, 280.
Perse, 96.
Pekin, 145.
Peyrards (Les), 52, 61, 246.
Pikermi, 176.
Pinjor Stage, 210, 265.
Placard (Grotte du), 226.
Pondres (Grotte de), 205, 323, 329.
Porto Longone, 218.
Prince (Grotte du), 58, 205, 239, 244, 287, 338.
Puces (Grottes aux), 287, 305.
Puerla de Valverde, 142, 277.
Püspükfürdö, 51, 97, 140, 215, 216, 257, 292, 316, 328, 332.

Ratonneau (Iles de), 218.
Red Crag, 173, 202.

Source : MNHN, Paris

Repolüst, 153, 247.
Rigabe, 49, 52, 54, 58, 60, 110, 129, 205, 239, 242, 247, 287, 288, 304, 305, 310, 342, 356.
Rosières, 145, 151, 276, 277, 332, 349.
Roumanie, 226, 279.
Roussillon, 213, 263, 317, 332, 342, 345.

Sackdilling, 322.
Saint-Estève-Janson, 49.
Saint-Gilles, 110.
Saint-Julien-des-Causses, 246.
Saint-martin, 110, 129.
Saint-Prest, 226, 338, 348.
Saint-Vallier, 52, 54, 95, 100, 142, 175, 209, 213, 223, 226, 232, 242, 256, 257, 262, 267, 277, 279, 280, 300, 327, 341, 346.
Saint-Vérédème, 234.
Sainte-Baume, 110, 124, 130.
Sainzelles, 97, 159, 209, 276, 336, 349.
Salpétrière, 52, 109, 110, 129, 287, 288, 324, 257.
Salzofen, 238.
Santenay, 228, 318.
Sartanette, 234, 235, 246, 287, 305, 329.
Saze (Grotte de), 289.
Sénèze, 100, 209, 226, 347.
Serrat d'en Vacquer, 100, 176.
Seynes (Grotte de), 234.
Sipka, 153.
Sistiana (Brèche de), 218.
Solilhac, 228, 276.
Solutre, 318.
Soyons (Grotte de), 124, 130.
Spitzberg, 131.
Steinheim, 109, 230.
Süssenborn, 51, 97, 99, 110, 125, 198, 202, 209, 215, 223, 224, 225, 227, 229, 230, 232, 249, 276, 309, 324 331, 336, 339, 350.

Taubach, 215, 243, 244, 246, 289, 338.
Tegelen, 95, 226, 300.
Tessonne (Brèche de la), 234.
Thayngen, 144.
Trois Frères, 318.

Uppsala, 266.

Vache (Grotte de la), 124-130.
Val d'Arno (compris les différentes localités), 51, 92, 93, 110, 142, 173, 209, 215, 226, 257, 263, 276, 279, 280, 300, 309, 331, 336, 339, 341, 352.
Vallescure, 110, 234, 287, 294, 301, 318, 342.
Vallonnet, 52, 54, 209, 249, 347.
Varberg, 97, 215, 228, 232, 338.
Vialette, 345.
Verrerrie, 110, 287, 301.
Verteszöllös, 97.
Vigne Sauvage (Grotte de la), 234.
Villany, 51, 97, 215, 216, 265, 275, 292, 324.
Villaroya, 142, 277, 323, 332, 342.
Villereversure, 318.
Voigstedt, 125, 249, 276, 293, 309, 319, 323, 324, 328, 339, 342, 350.

Yushé, 282.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

0 564019 6

MUS. NAT. D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

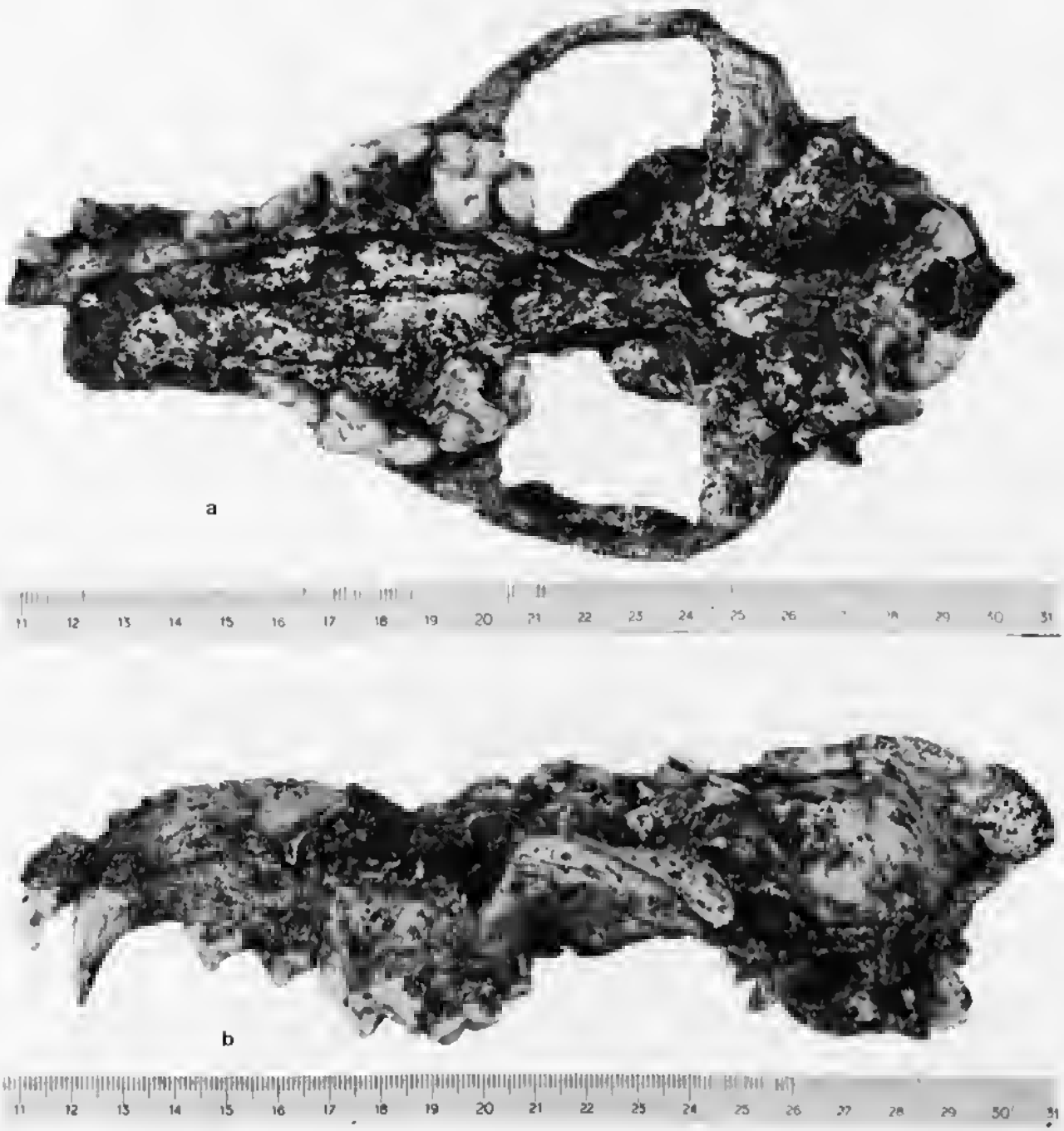


PLANCHE I. — Crâne de *Canis etruscus* (D-8), grotte de l'Escale.
a. face inférieure; *b*. profil gauche.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

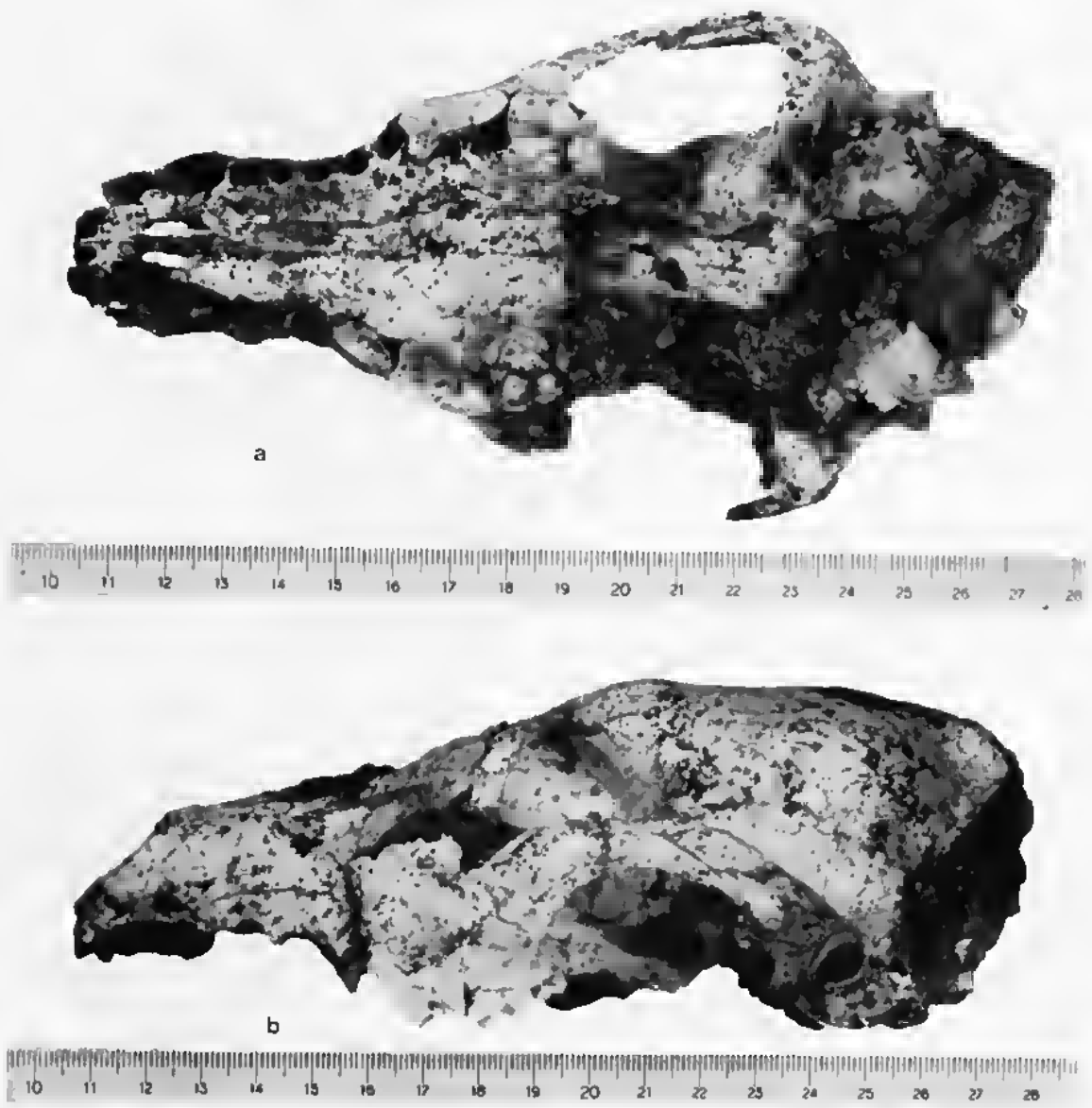


PLANCHE II. — Crâne de *Canis etruscus* (H-7225), grotte de l'Escale.
a. face inférieure; *b*. profil gauche.

Source : MNHN, Paris

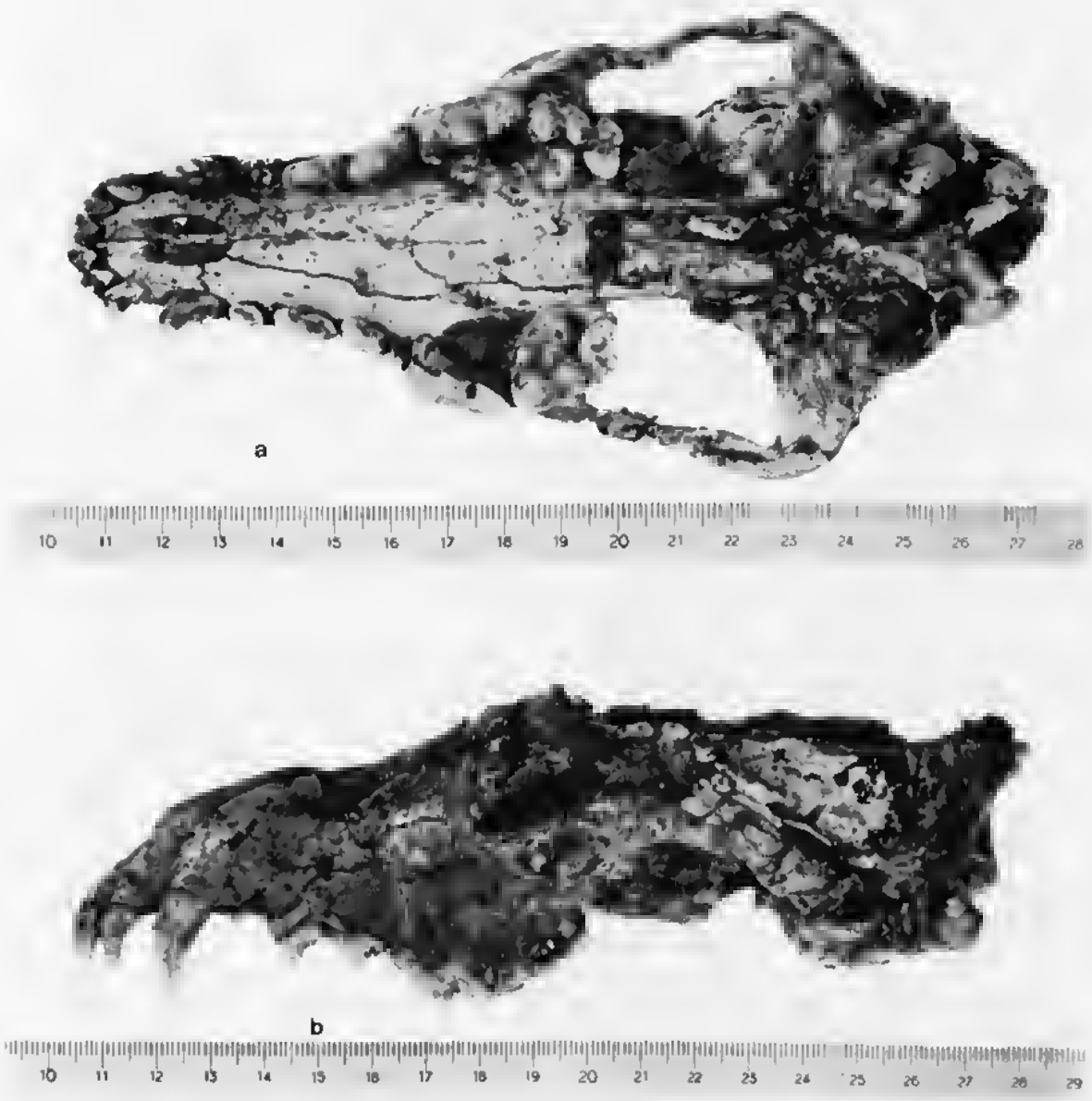


PLANCHE III. — Crâne de *Canis etruscus* (CD-6), grotte de l'Escale.

a. face inférieure; *b*. profil gauche.

BIBL. DU MUS. D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV. — *Canis etruscus*, grotte de l'Escale.

Squelette de *Canis etruscus* (CD-6) trouvé en connexion anatomique au cours des fouilles de 1961.
Le crâne qui se trouvait à l'emplacement du tournevis, et les vertèbres manquantes, ont du être enlevées avant le dégagement complet de l'animal.

Source : MNHN, Paris

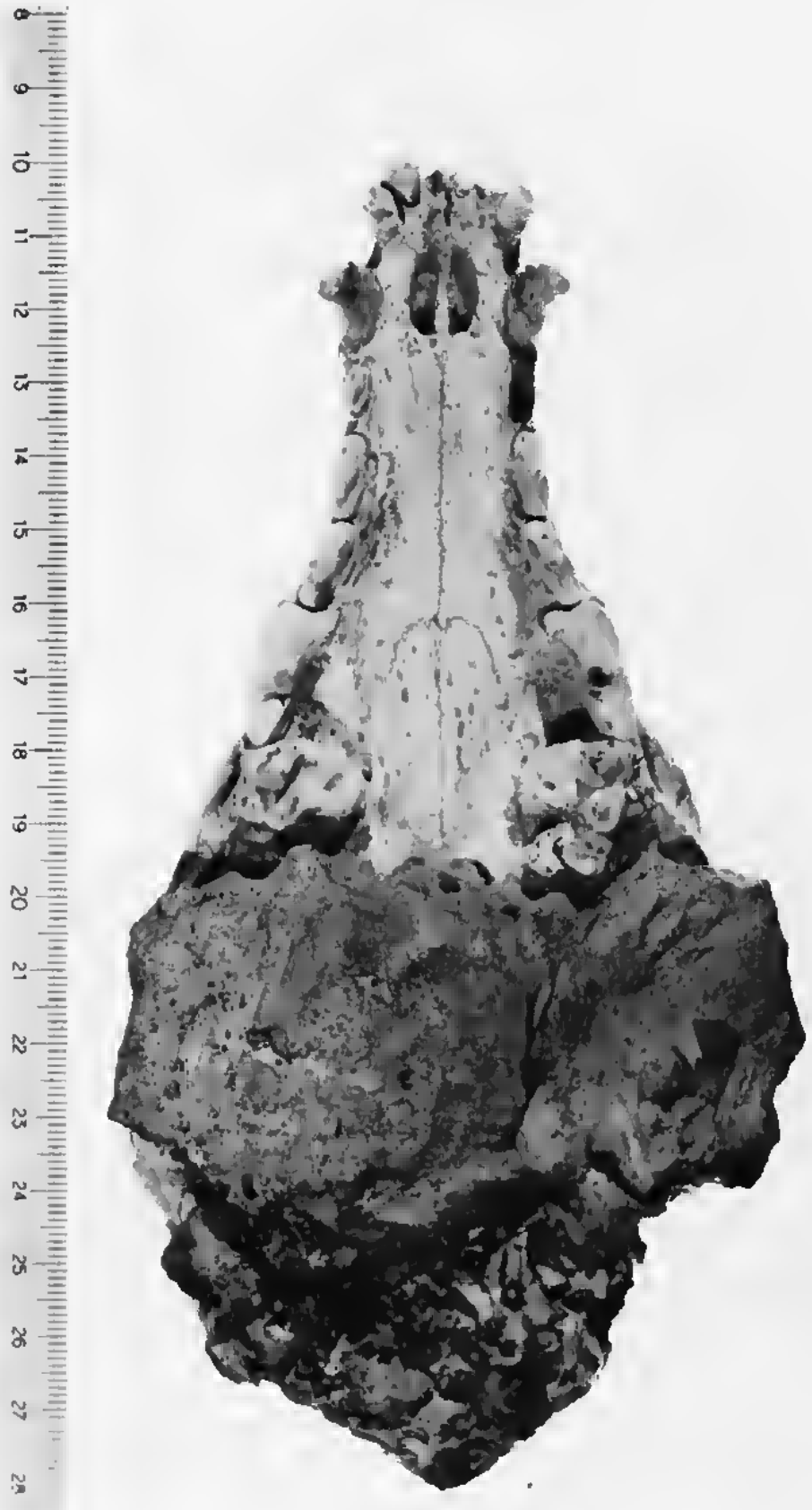
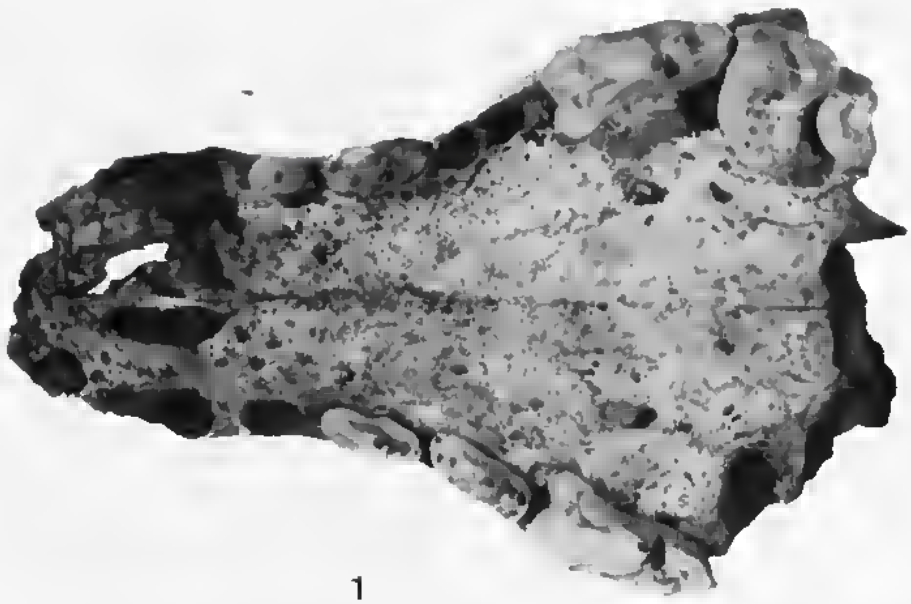


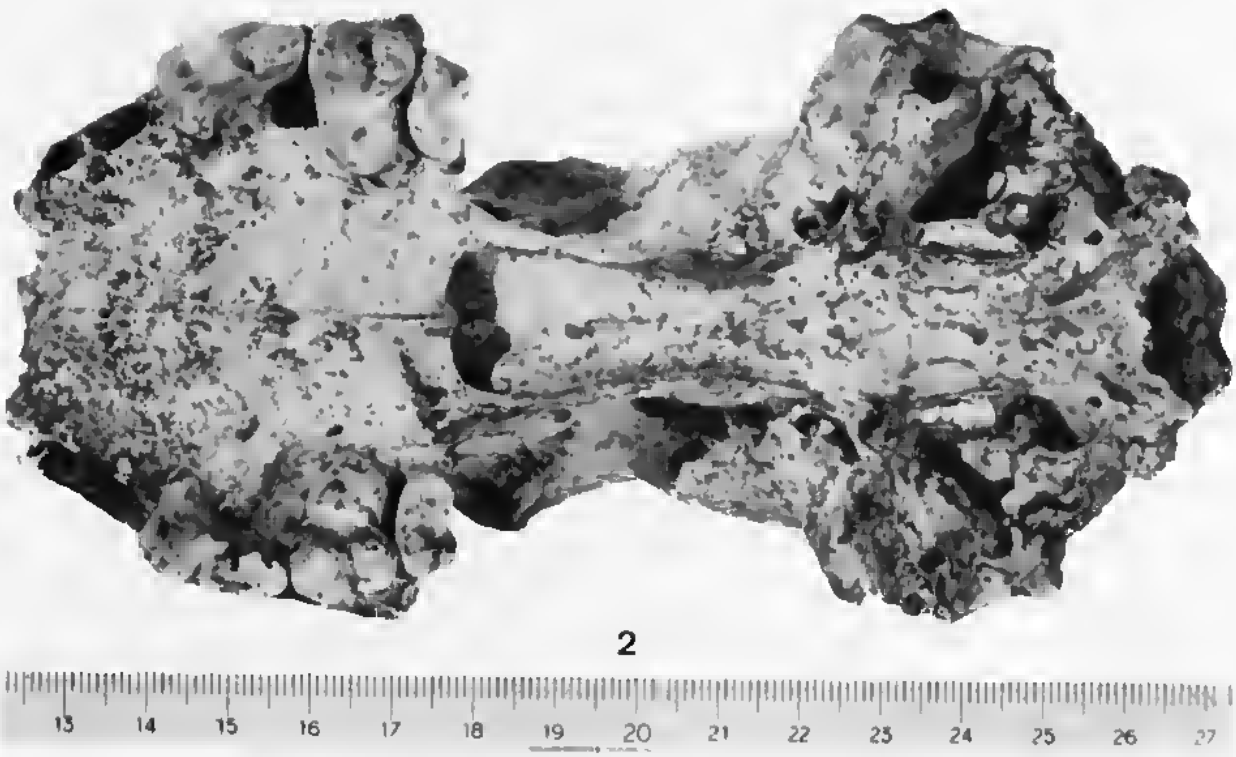
PLANCHE V. — Crâne de *Canis etruscus*, grotte de l'Escale. Face inférieure (H·7199), partiellement dégagé de sa gangue de brèche.

BIBL. DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris



1



2

PLANCHE VI. — Crânes de *Canis lupus lunellensis*, grotte de Lunel-Viel.

1. Crâne face inférieure (9-2340).
2. Crâne face inférieure (9-1031).

Source : MNHN, Paris

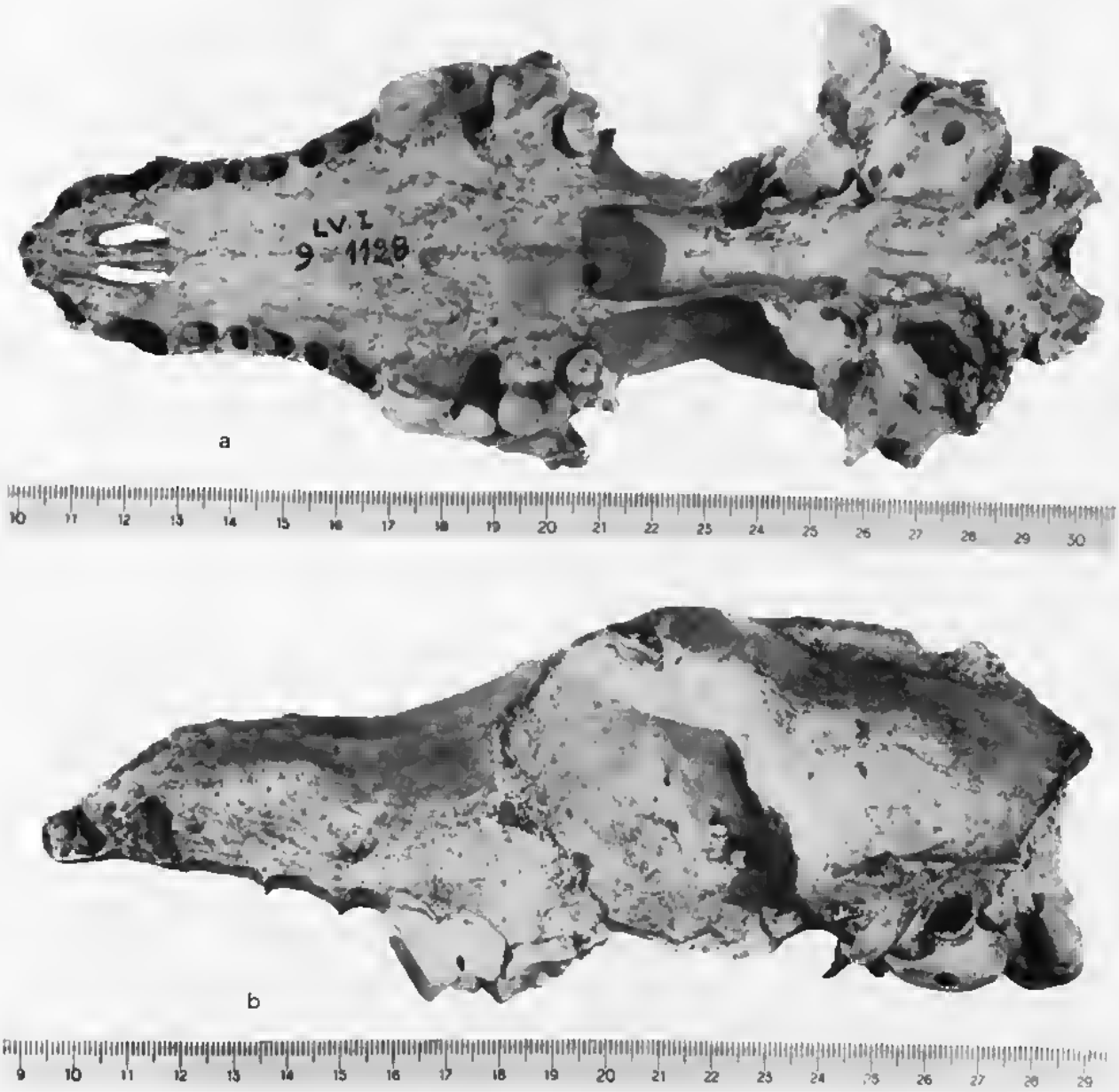


PLANCHE VII. — *Canis lupus lunellensis*, grotte de Lunel-Viel
Crâne (9-1128) : *a*, face inférieure; *b*, profil gauche.

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

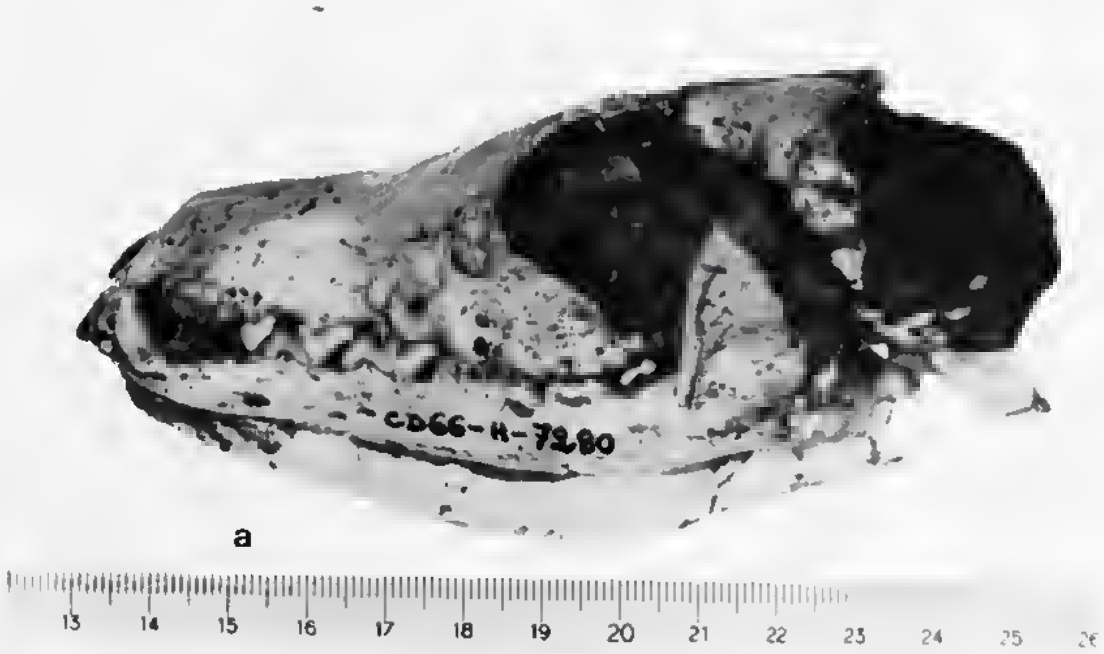
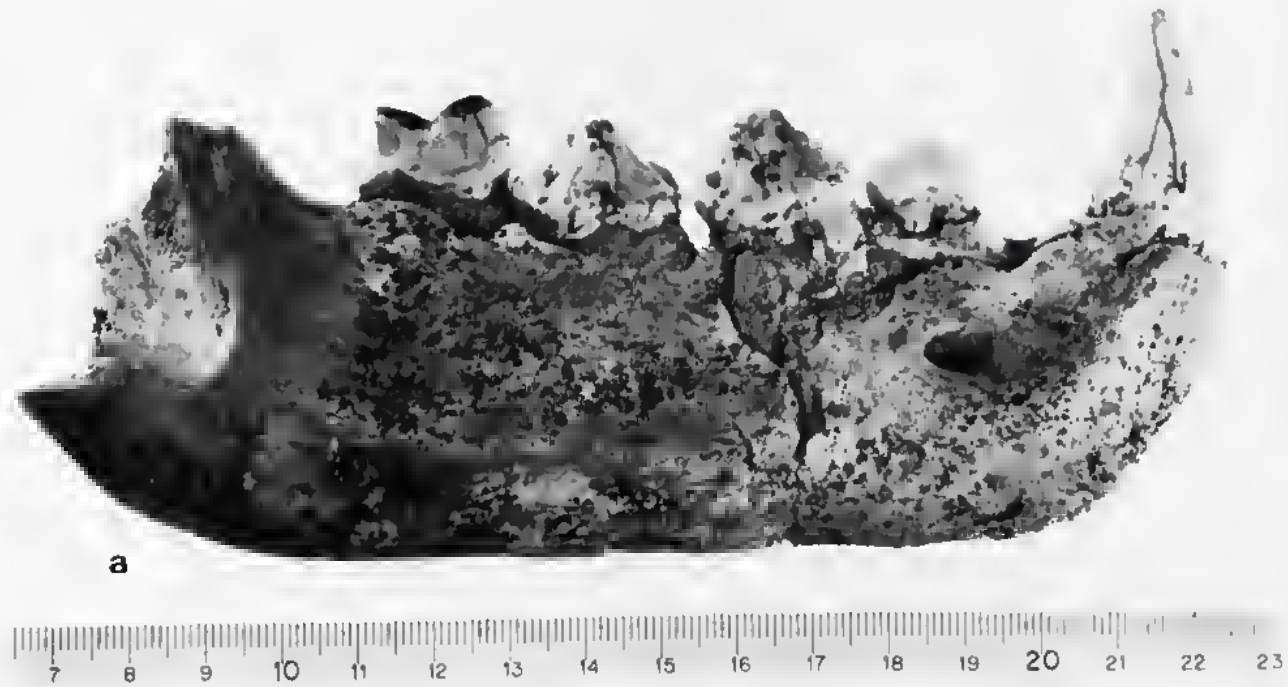


PLANCHE VIII. — *Vulpes vulpes jansoni*, grotte de l'Escale
Crâne et mandibule (H-7280) : *a.* profil gauche; *b.* profil droit.

Source : MNHN, Paris



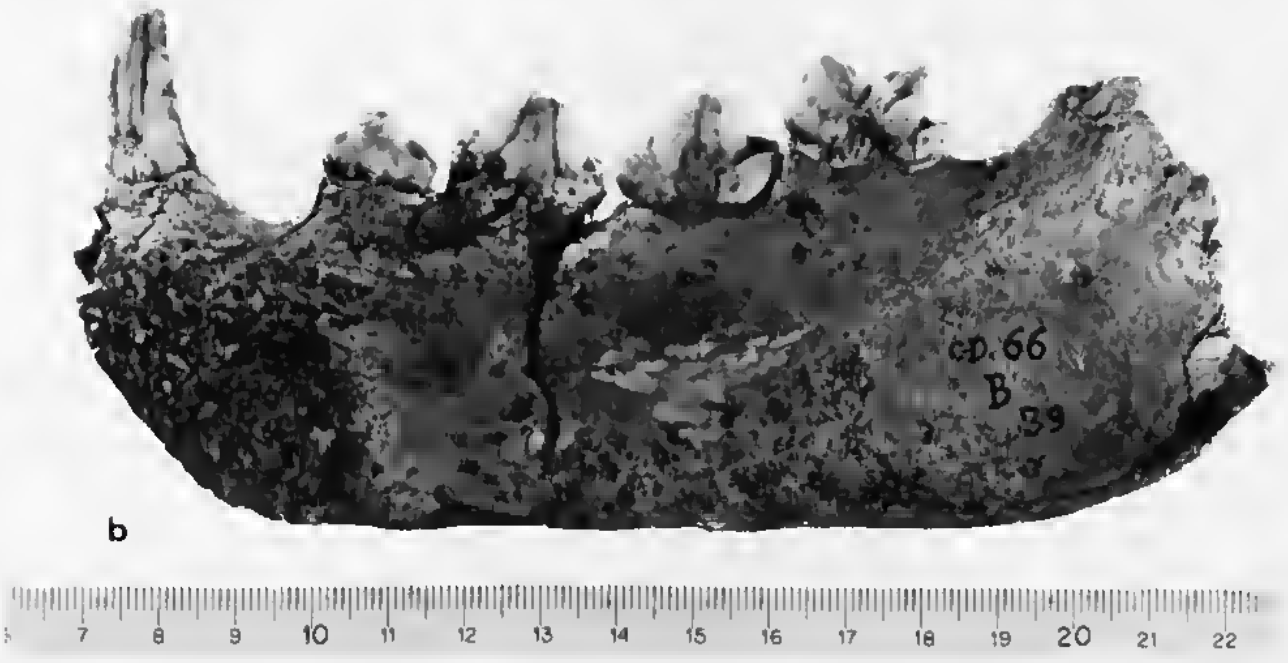


PLANCHE IX. — *Hyaena prisca*, grotte de l'Escale.

Demi-mandibule droite (B-39) : *a*, face externe; *b*, face interne.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVV-Limons rouges, 10097). Face inférieure.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVV-Limons rouges, 10097). Face supérieure.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVV, limons rouges, 10097). Profil.

Source : MNHN, Paris

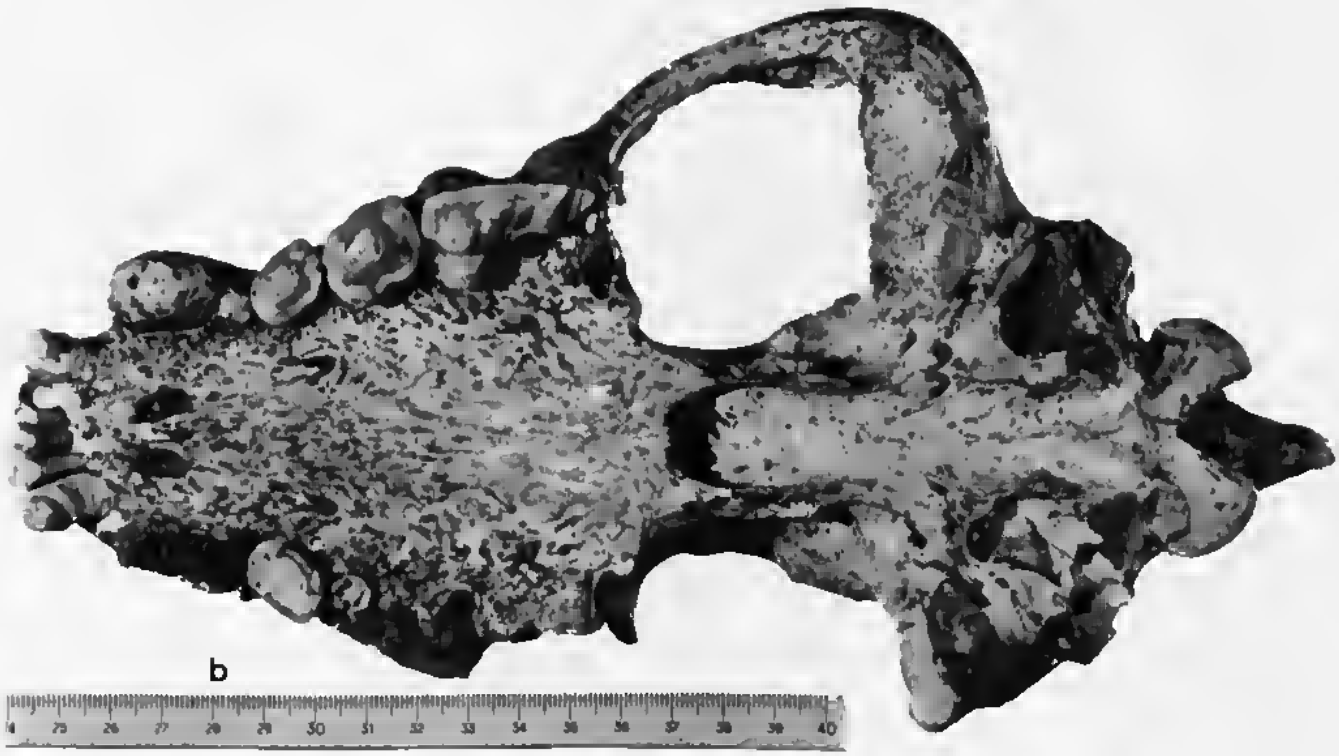


PLANCHE XIII. — *Hyaena prisca*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVI-5-3009) : *a*, profil; *b*, face inférieure.

BIBL MU MUS HN

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVI-9-1133), face inférieure.

Source : MNHN, Paris

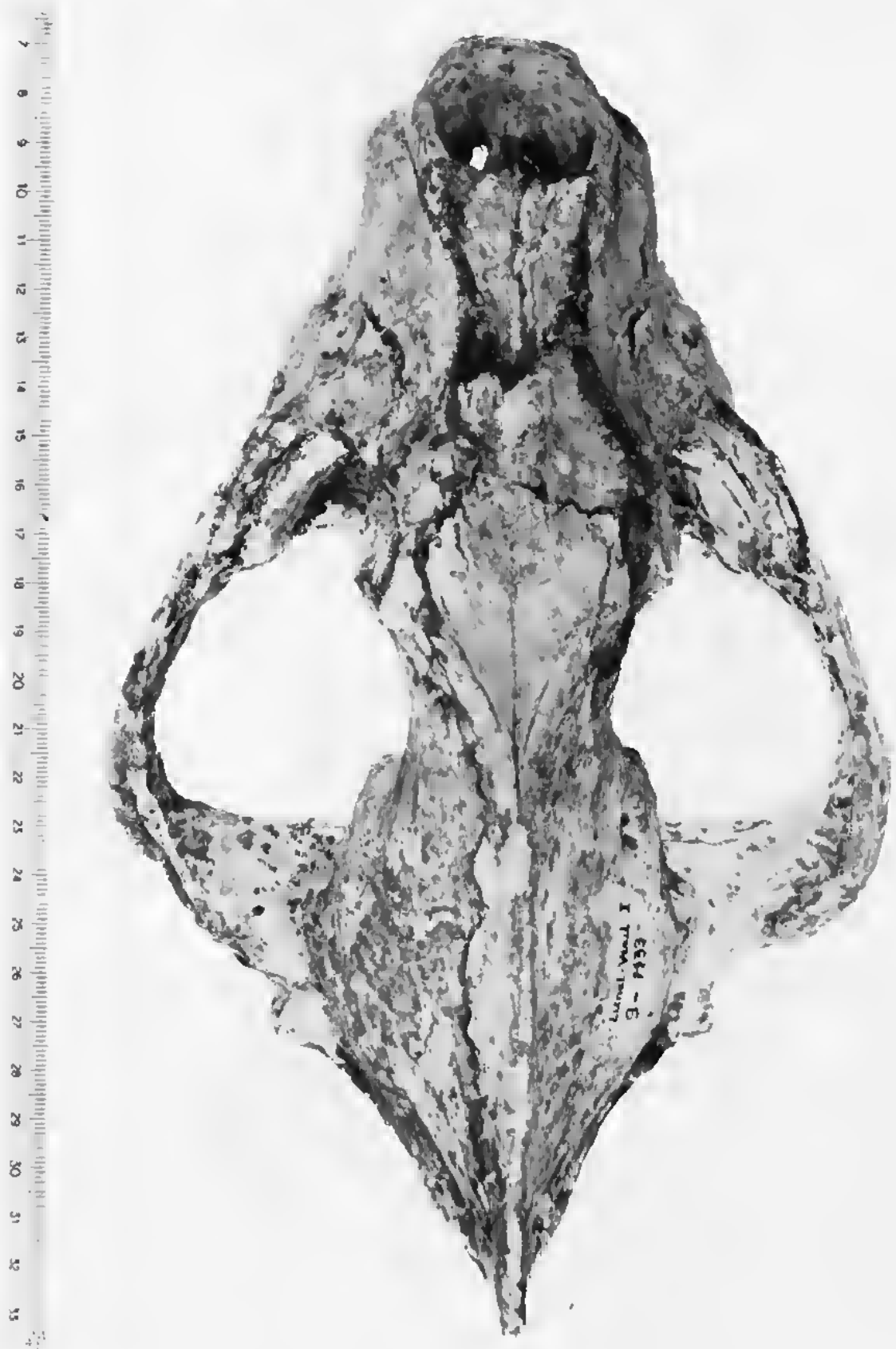


PLANCHE XV. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVI-9-1133), face supérieure.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVI. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVI-9-1133), profil.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVII. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVI-9-1536), face inférieure.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVIII. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel
Crâne (LVI.9-1536), profil.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIX. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel.
Crâne (LVI-2-2), face inférieure.

Source : MNHN, Paris

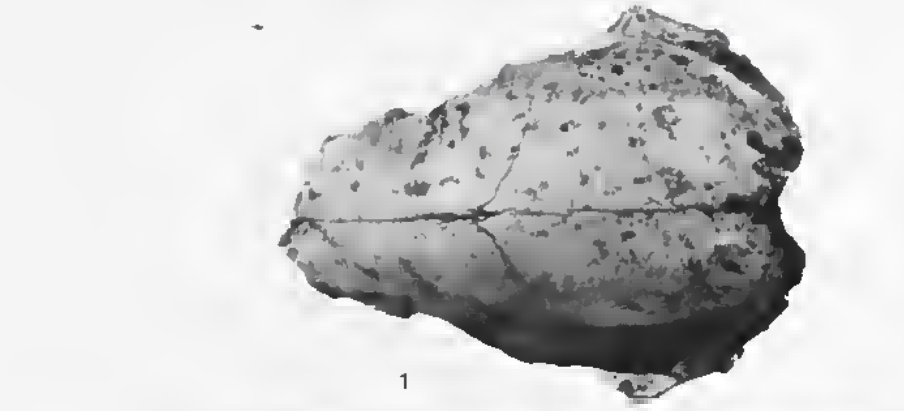


PLANCHE XX. — *Crocuta spelaea intermedia*, grotte de Lunel-Viel.

Fig. 1. — Arrière-crâne de très jeune Hyène (LVI-9-990).

Fig. 2. — Crâne de jeune individu (LVI-2-3) : 2*a*, profil; 2*b*, face inférieure.

Source : MNHN, Paris

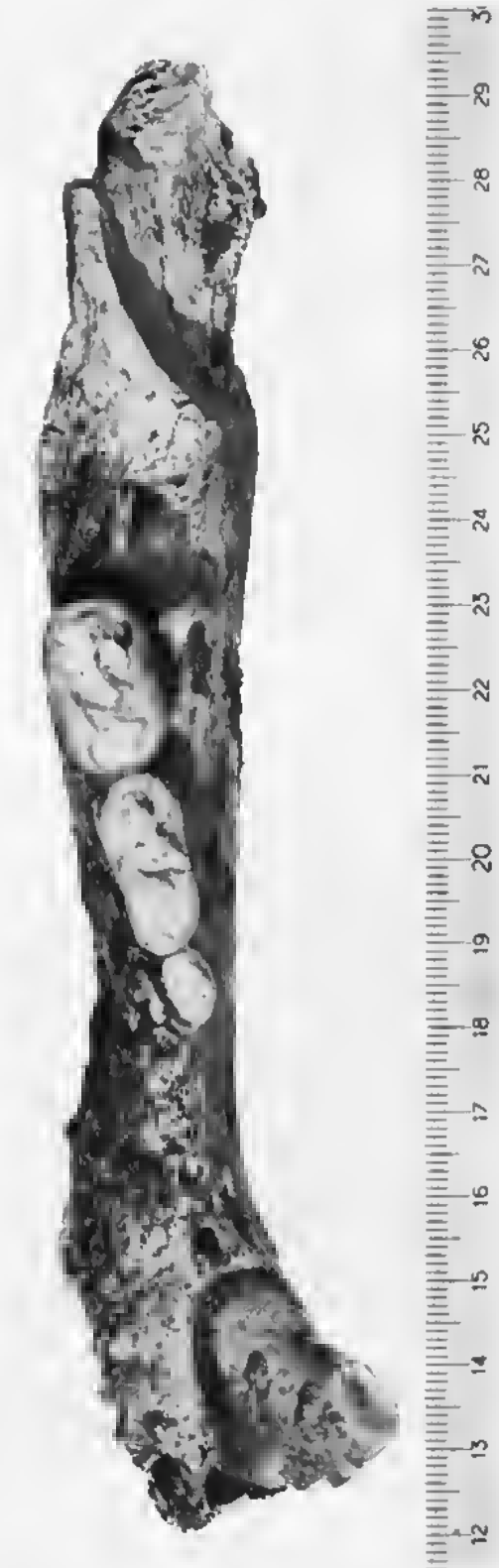


PLANCHE XXI. — *Ursus (Plionarctos) teloensis* n. sp., Cimay.
Demi-mandibule gauche, face occlusale.

BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

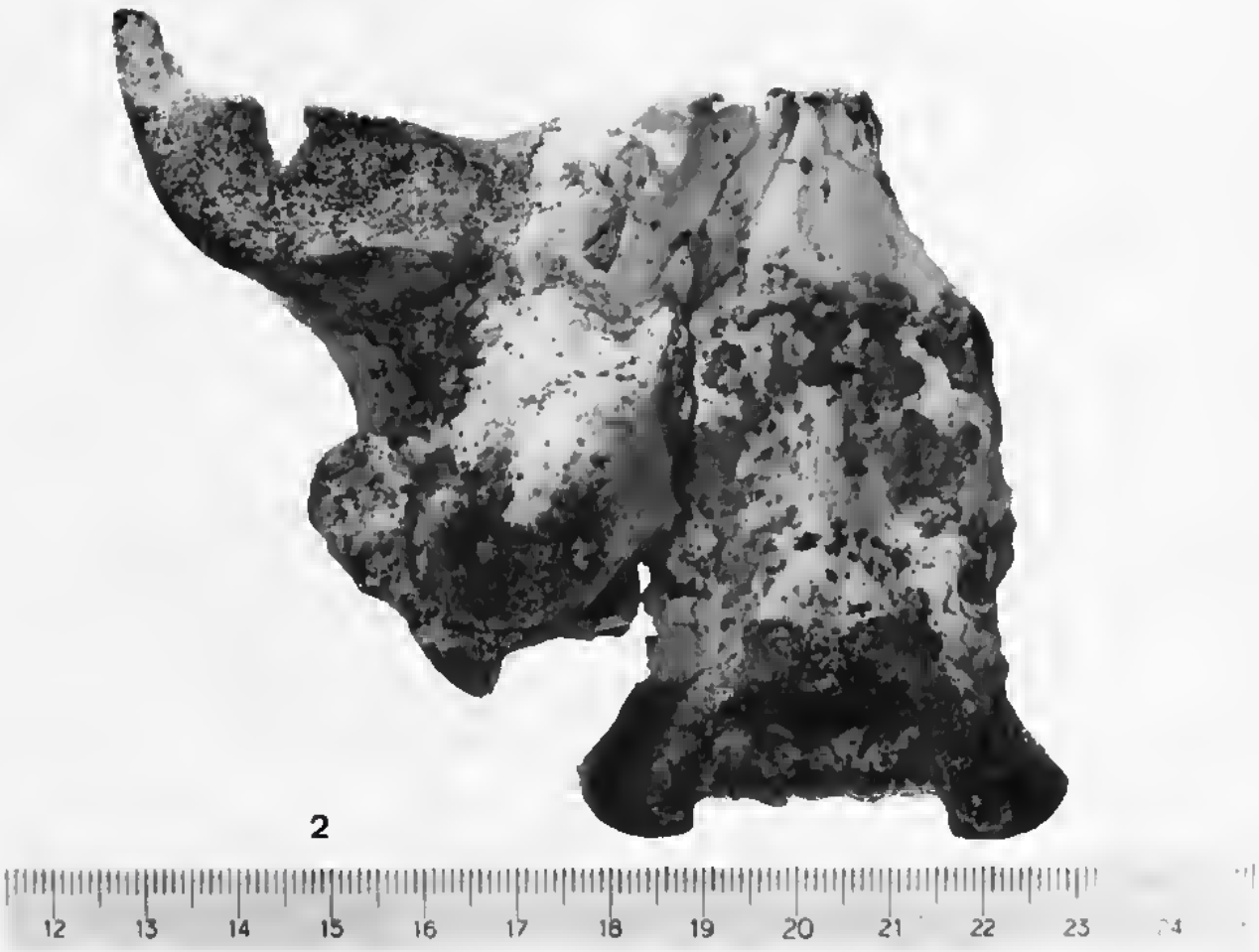
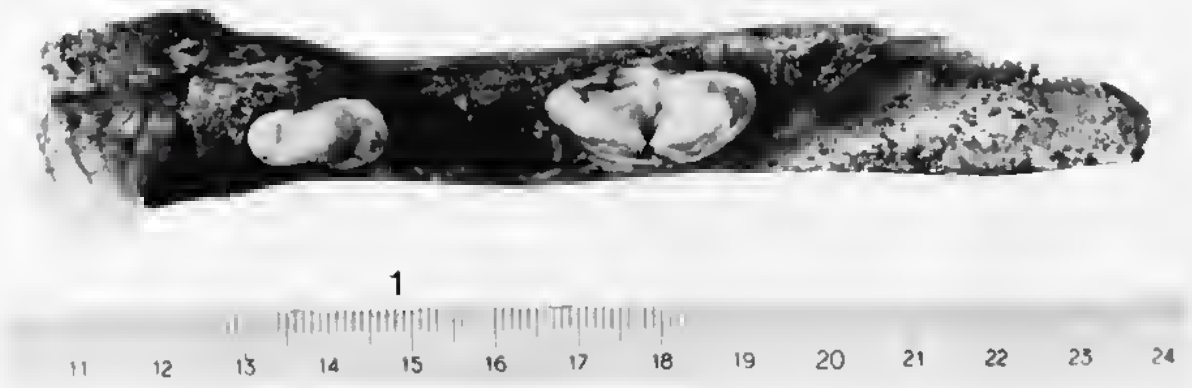


PLANCHE XXII. — *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp., grotte de l'Escale.

1. Crâne, fragment de mâchoire supérieure gauche, vue occlusale (CD-795).
2. Fragment de l'arrière crâne, face inférieure (CD-795).

Source : MNHN, Paris



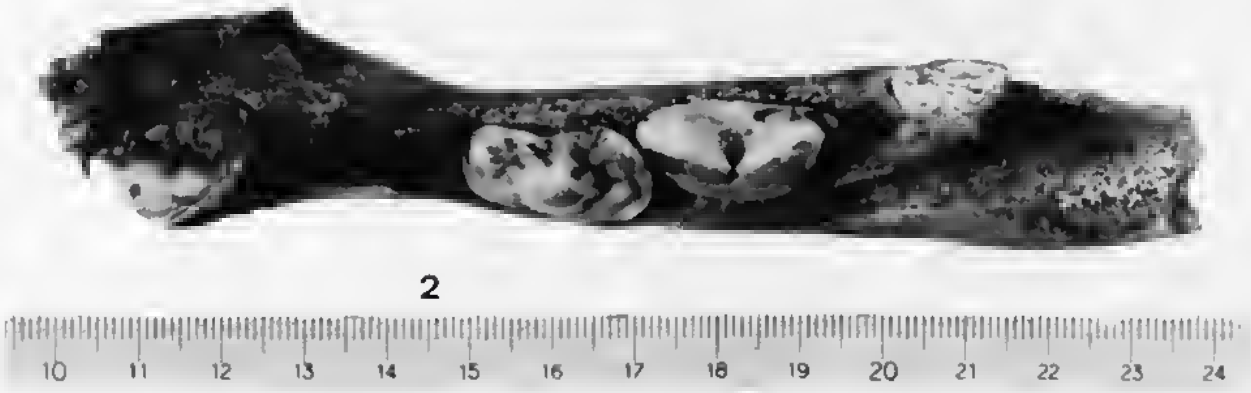


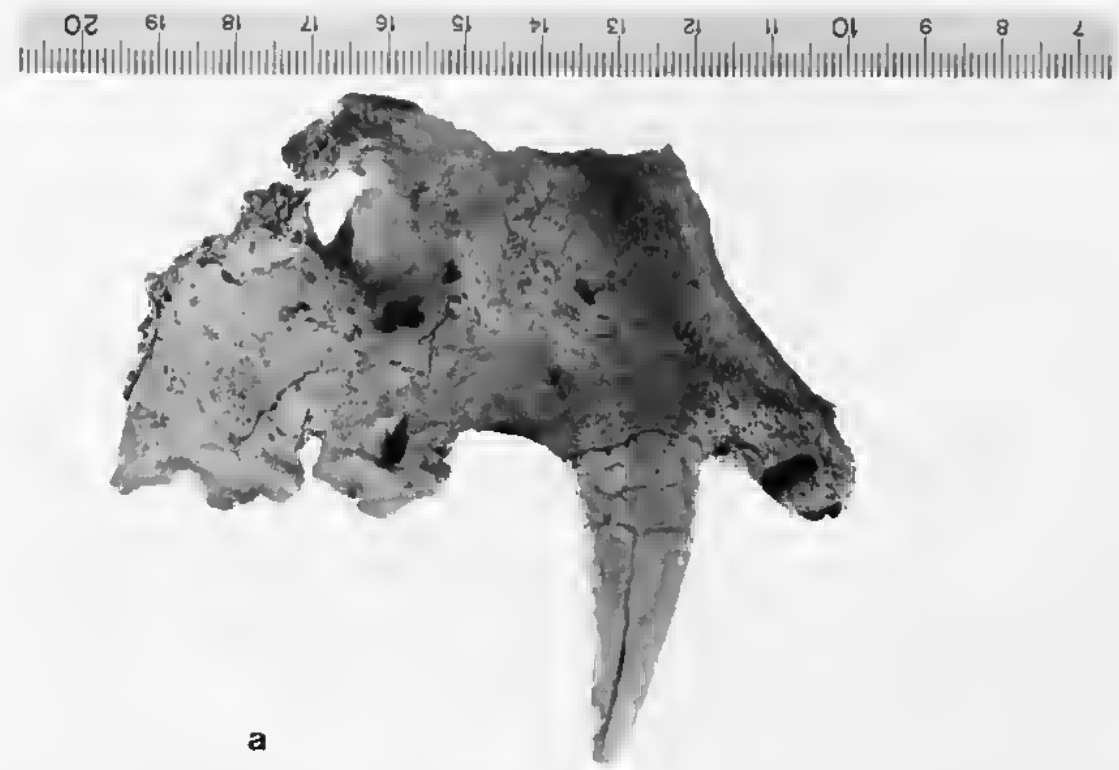
PLANCHE XXIII. — *Jansofelis* n.g. *vaufreyi* n. sp., grotte de l'Escale.

1. Demi-mandibule gauche (CD-762), face occlusale.
2. Demi-mandibule gauche (CD-612), face occlusale.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XXIV. — *Felis* (*Lynx*) *spelaea*, grotte de l'Escale.
Crâne (B-611), face inférieure.

Source : MNHN, Paris



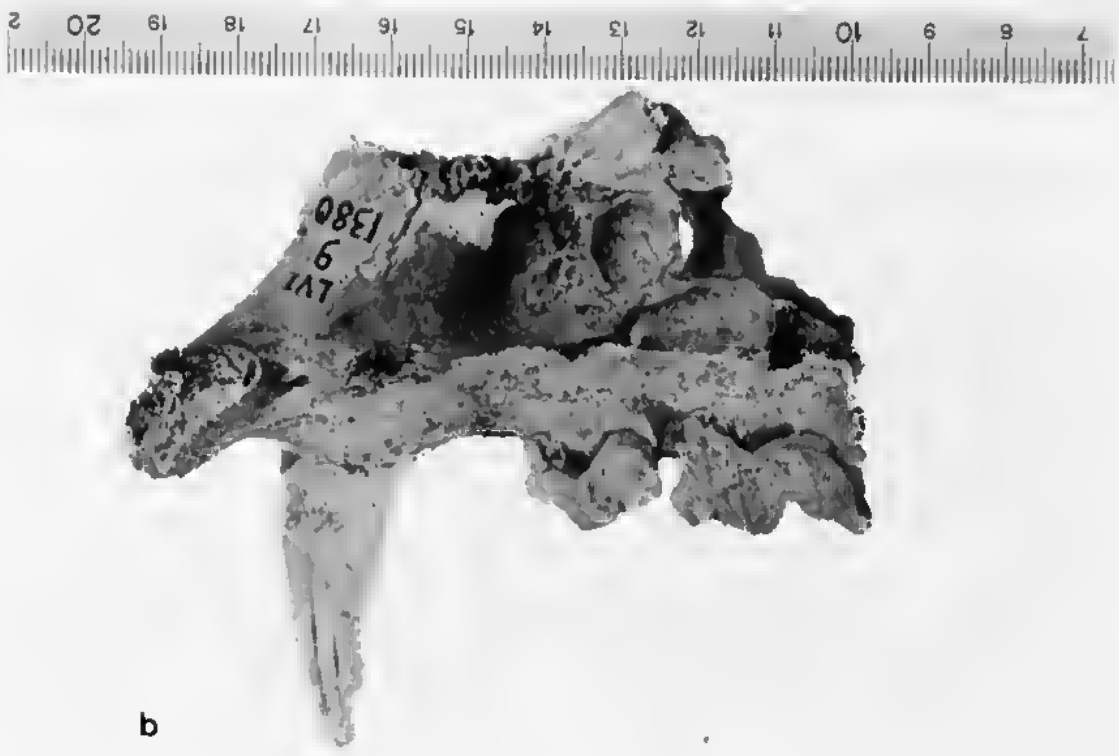


PLANCHE XXV. — *Felis (Panthera?) lunellensis* n. sp.

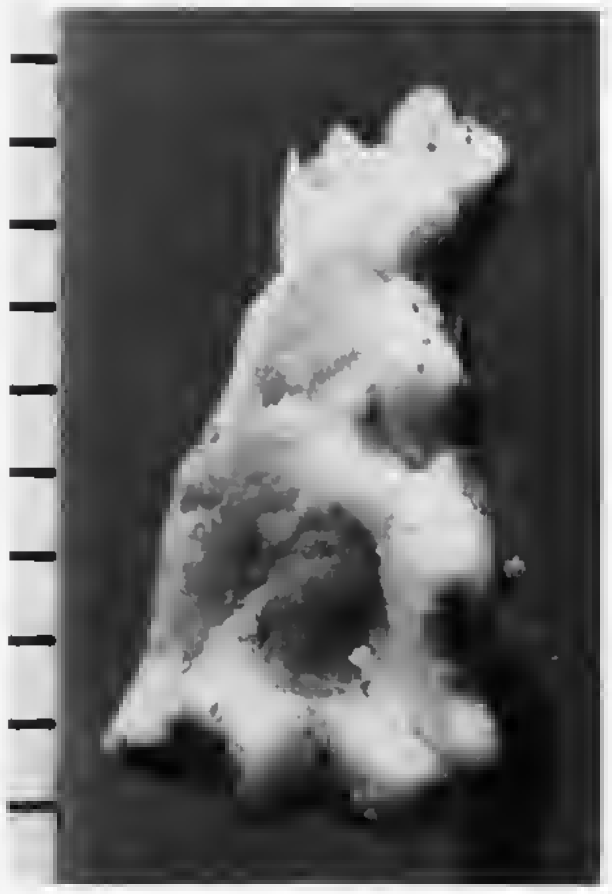
Fragment de mâchoire supérieure droite : *a.* Face externe; *b.* Face interne.

Source : MNHN, Paris

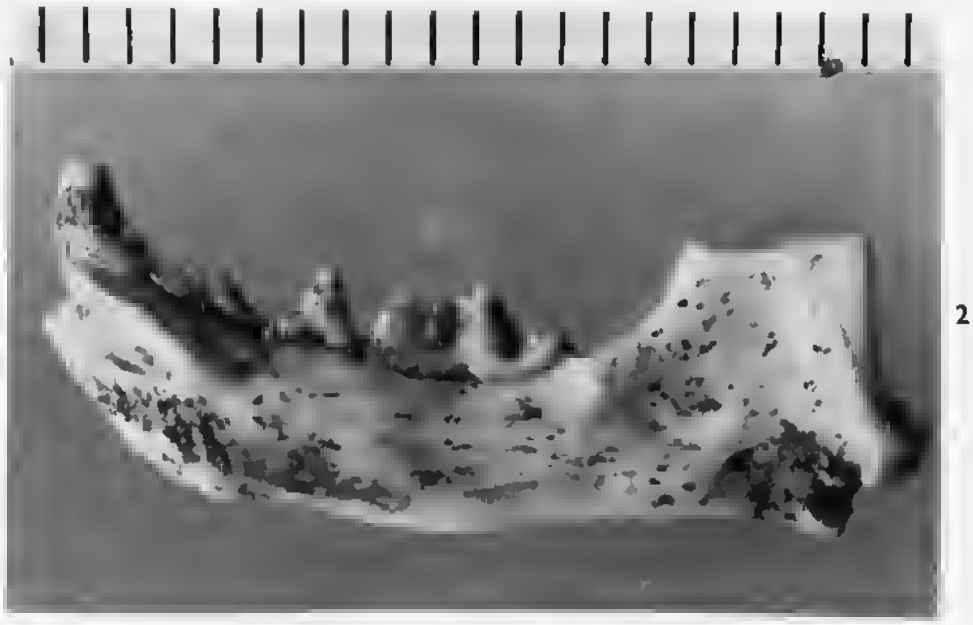
PLANCHE XXVI. — *Gulo gulo schlosseri*, grotte de l'Escale.
Crâne (H-1298) : *a*, Face inférieure; *b*, Profil gauche.

Source : MNHN, Paris

3



1



2

PLANCHE XXVII

Fig. 1. *Mustela palerminea*, mâchoire supérieure gauche, (H-7615), grotte de l'Escale, (échelle en mm).
Fig. 2. *Mustela palerminea*, demi-mandibule droite, face interne, (H-7615), grotte de l'Escale, (échelle en mm)
Fig. 3. *Meles thorali spelaeus*, grotte de Lunel-Viel, palais, vue occlusale (9-2930).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE
NATIONALE
:: 0 564019 6 ::

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

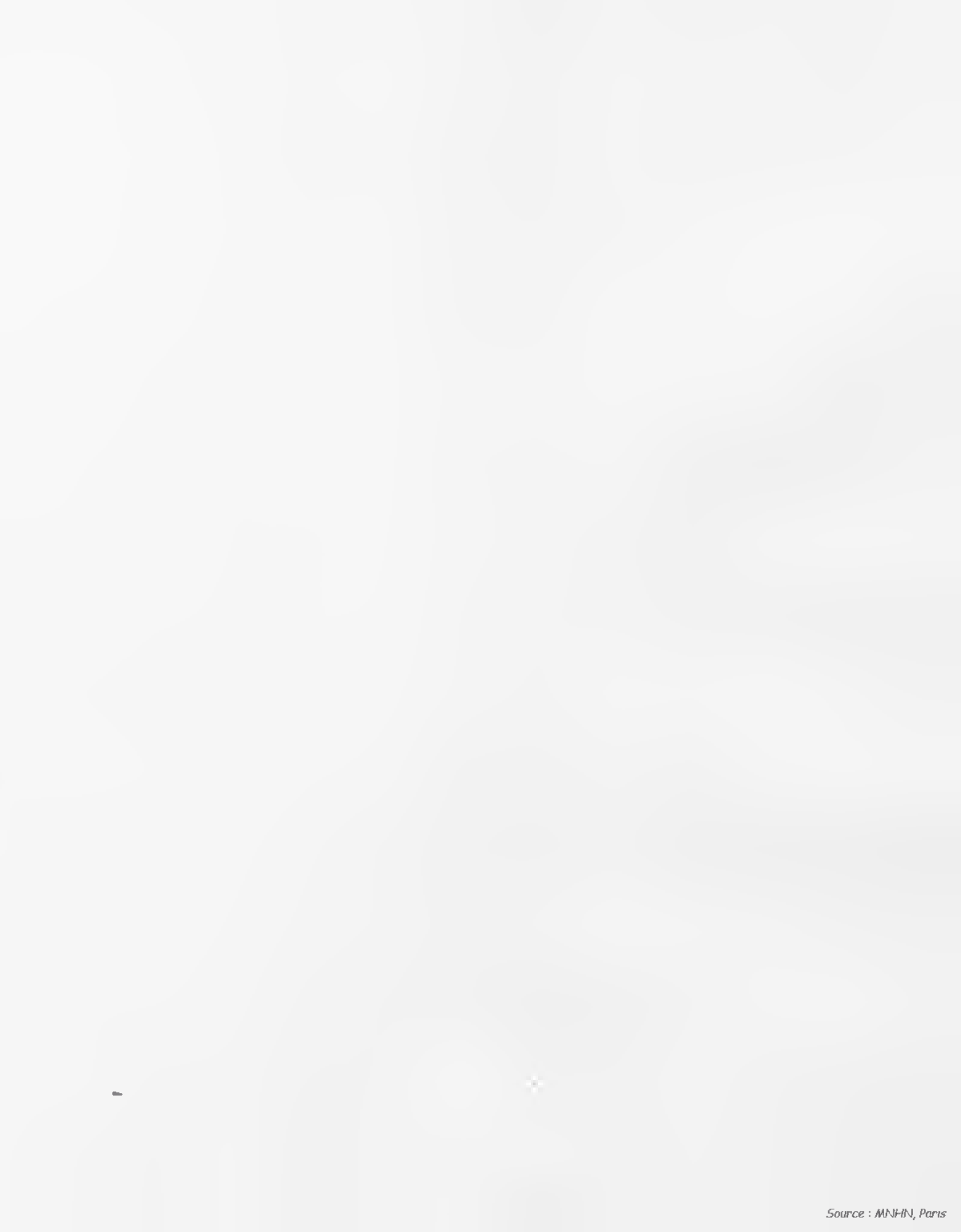
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

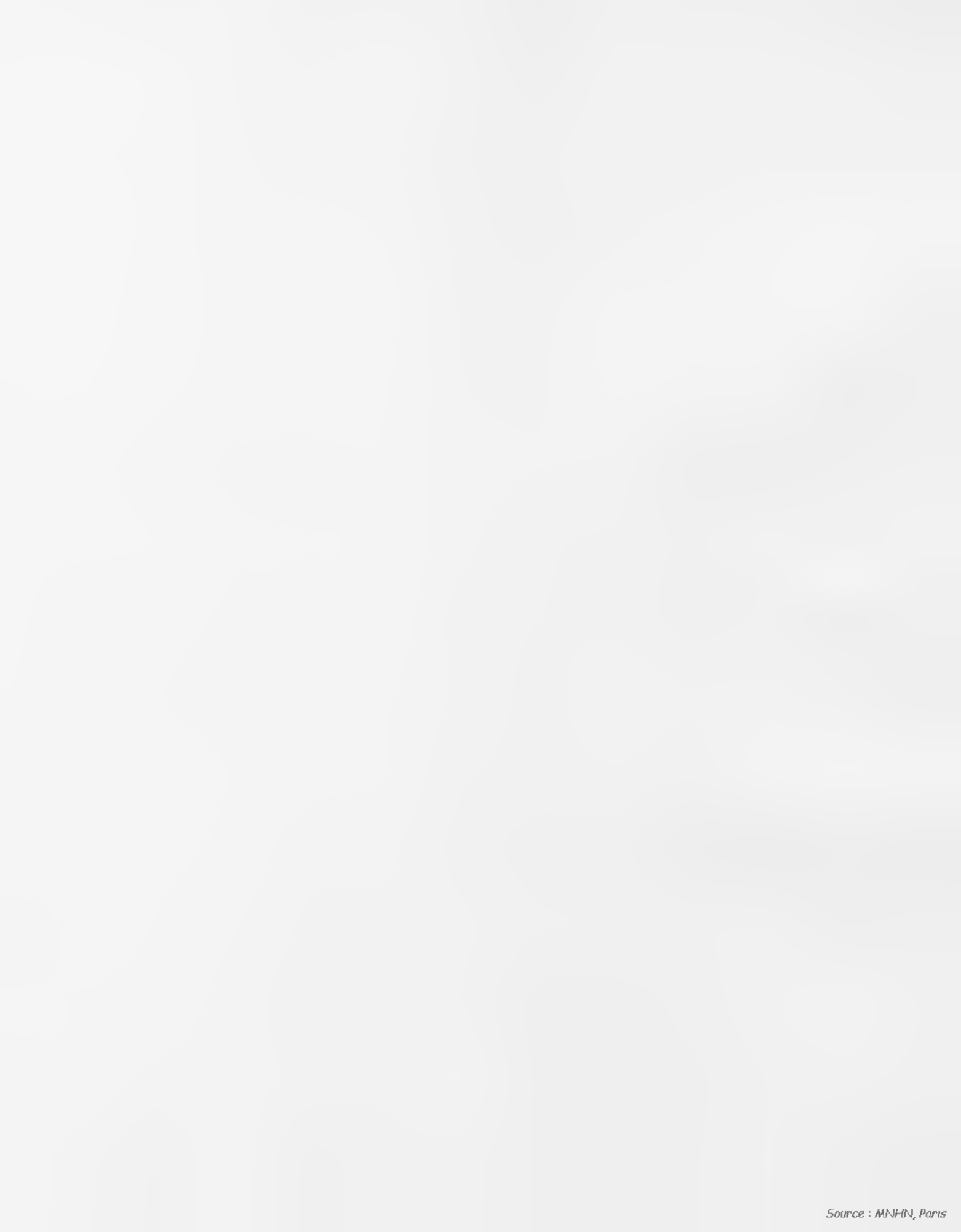
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris